

ORLEI ANTONIO NEGRELLO FILHO

**A INFLUÊNCIA DO VENTO SUL SOBRE A ESTABILIDADE
DE ASSOCIAÇÕES BÊNTICAS DA BAÍA DE PARANAGUÁ
(PARANÁ, BRASIL)**

Tese apresentada como requisito parcial
à obtenção do grau de Doutor em
Ciências, área de concentração Zoologia,
Curso de Pós-Graduação em Ciências
Biológicas, Setor de Ciências Biológicas
da Universidade Federal do Paraná.

Orientador: Prof. Dr. Paulo da Cunha Lana

CURITIBA

2005

**A INFLUÊNCIA DO VENTO SUL SOBRE A
ESTABILIDADE DE ASSOCIAÇÕES BÊNTICAS DA BAÍA
DE PARANAGUÁ (PARANÁ, BRASIL)**

por

Orlei Antonio Negrello Filho

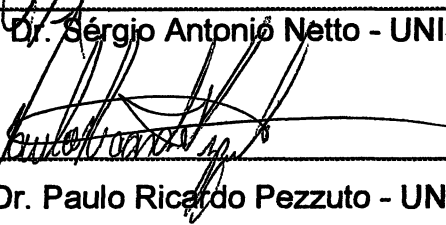
Tese aprovada em 30 de maio de 2005, como requisito parcial para a obtenção do Grau de Doutor em Ciências, área de concentração Zoologia no Curso de Pós-Graduação em Ciências Biológicas - Zoologia, Setor de Ciências Biológicas da Universidade Federal do Paraná, pela Comissão formada pelos professores



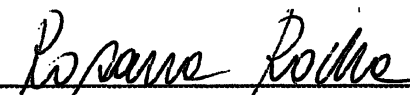
Prof. Dr. Paulo da Cunha Lana - UFPR



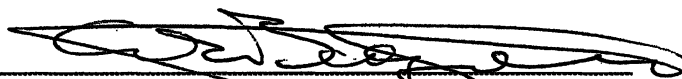
Prof. Dr. Sérgio Antonio Netto - UNISUL



Prof. Dr. Paulo Ricardo Pezzuto - UNIVALI



Prof.ª Dr.ª Rosana Moreira da Rocha - UFPR



Prof. Dr. Carlos Alberto Borzone - UFPR

RESUMO

Neste trabalho a estabilidade em curto prazo da infauna bêntica da desembocadura da Baía de Paranaguá foi avaliada em distintas condições meteorológicas e ambientes sedimentares por meio de um experimento mensurativo. A área estudada é ocasionalmente atingida por eventos meteorológicos relacionados à intensificação dos ventos do quadrante sul, capazes de provocar perturbações físicas nos fundos sedimentares marinhos. A desestabilização das camadas superiores da matriz sedimentar, provocada pela ação de ondas, contribui para um aumento do fluxo de organismos e reestruturação das associações macro e meiofaunais. As hipóteses propostas neste estudo procuraram avaliar: 1. as relações entre ambientes sedimentares e a diversidade de espécies e 2. a influência das tempestades na estabilidade em curto prazo da infauna bêntica. O desenho amostral envolveu a delimitação de quatro ambientes sedimentares com localização e propriedades físicas distintas. Com o uso de previsões meteorológicas, seis períodos amostrais de uma semana foram definidos, sendo três com predomínio do vento sul e três em situações dominadas pelo vento nordeste. As amostragens da macro e meiofauna foram realizadas antes e depois de cada período amostral. Os parâmetros ecológicos analisados foram a riqueza específica, abundância e diversidade, além dos padrões de dominância das espécies. As duas hipóteses foram testadas por meio de técnicas uni (ANOVA e teste t) e multivariadas (ANOSIM, MDS, SIMPER). A macrofauna apresentou alta fidelidade aos ambientes sedimentares apesar de sofrer mudanças significativas no período de uma semana. Não foram encontrados padrões de variação relacionados às condições meteorológicas. Os grandes grupos da meiofauna não mostraram padrões consistentes de resposta às condições meteorológicas e também aos ambientes sedimentares, porém, a baixa resolução taxonômica pode ter camuflado possíveis efeitos. Gêneros de Nematoda responderam a duas das três situações com predomínio de vento sul, com modificação na similaridade entre as estações. Este resultado mostra a susceptibilidade deste grupo às perturbações físicas impostas aos ambientes sedimentares pelas condições meteorológicas. Este trabalho ilustra a importância de se considerar padrões e processos em diferentes escalas de espaço e tempo para a compreensão da dinâmica da fauna de ambientes sedimentares.

ABSTRACT

In this paper the short-term stability of Paraguá Bay's benthic infauna is assessed in relation to sedimentary environment and meteorological conditions by a mensurative experiment. The south Brazilian coast is occasionally influenced by large-scale meteorological events in which strong winds blowing from southeast generate waves that have the potential to cause physical disturbance on soft bottoms. The frequency and intensity of these events are variable, and their interaction with the bottom varies accordingly. Two hypotheses were proposed to evaluate the relationship between sediment heterogeneity and infauna diversity and the influence of storms on short term stability of macro and meiofauna. The experiment design included the delimitation of sedimentary environments with distinct depths and physical properties. With the aid of weather forecast six one-week periods were selected; three dominated by north-northeast winds and three by south-southeast winds. Sampling for macro and meiofauna was conducted before and after each sampling period. Species richness, abundance and diversity were used to test predictions by means of univariate (ANOVA and t test) and multivariate (ANOSIM, MDS, SIMPER) techniques. Results for macrofauna showed high dissimilarities among stations which were persistent throughout the experiment. Short-term changes were detected but patterns illustrating the effects of the weather were not found. Meiofauna higher taxa did not respond to sedimentary environments types and distinct weather as well; however low taxonomic resolution may have obscured patterns. Nematode assemblages were affected by south winds in two of three events as predicted despite being poorly correlated with sediment types. This group illustrates the relevance of short-term meteorological events in determining patterns of distribution of soft sediment fauna. These results highlight the importance of considering the multi-scale nature of patterns and processes in understanding the dynamics of soft sediment systems.

SUMÁRIO

PREFÁCIO	7
INTRODUÇÃO	12
MATERIAIS E MÉTODOS	17
Área de Estudo	17
Amostragem	22
Análises	24
RESULTADOS	27
Eventos meteorológicos analisados	27
Padrão de dominância da fauna nos distintos ambientes sedimentares	29
Variação da fauna nos distintos ambientes sedimentares	34
Tendências de variabilidade espacial entre as estações	36
Variação temporal da fauna nos experimentos	42
DISCUSSÃO	59
CONCLUSÕES	62
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	66
ANEXO	75

AGRADECIMENTOS

A realização deste trabalho envolveu muito mais do que apenas meus esforços pessoais e neste momento eu gostaria de agradecer a todos os que conviveram comigo durante estes quatro anos. A convivência apenas não é suficiente, pois, muitas pessoas contribuem com nossos trabalhos sem que ao menos as conheçamos. Refiro-me a esta característica importante da ciência que é a formação de redes de conhecimento que propiciam uma iluminação às nossas próprias concepções sobre o mundo.

Gosto de pensar que esta tese é ainda um documento em desenvolvimento, muito complexo por sinal, onde as relações de causa e efeito não são tão claras como vim a aprender durante este período na minha própria pesquisa. Se fosse possível eu gostaria de lembrar neste momento o papel fundamental de cada pessoa envolvida nesta empreitada. No entanto, como tenho uma característica pessoal de ser sucinto terei que me contentar com o possível e não buscar o ideal.

Agradeço ao meu amigo e orientador Dr. Paulo Lana por ter proporcionado a chance de trabalhar em seu laboratório e ter sido um exemplo de cientista, sendo dedicado ao trabalho, receptivo a novas idéias e crítico nos momentos necessários. Agradeço aos meus colegas do laboratório de Bentos (um dos ambientes de trabalho e estudo mais enriquecedores que conheci), e também aos colegas, professores e funcionários de outros laboratórios do Centro de Estudos do Mar e do Departamento de Zoologia pelo companheirismo e amizade incondicionais.

Agradeço também à direção e aos funcionários do Centro de Estudos do Mar por proporcionarem a estrutura fundamental para o desenvolvimento do trabalho como a náutica, a estação meteorológica e a unidade de mergulho (dirigida na época pelo Dr. Carlos A. Borzone). Agradeço ao Dr. Sérgio Netto por ter disponibilizado a estrutura de seu laboratório na UNISUL para contagem e identificação da meiofauna e especialmente à Micheli C. Thomas por ter executado esta parte do trabalho.

Este trabalho não teria sido realizado sem o financiamento da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES). Agradeço ao CNPQ pelo financiamento da bolsa sandwich no EICC (Centre for Research on Ecological Impacts of Coastal Cities – Sydney University) e ao Dr. Anthony Underwood por acolher-me em seu centro de pesquisas, enriquecendo ainda mais a experiência deste doutorado.

Sou grato a todos os membros da banca examinadora deste trabalho, Dr. Sérgio Netto, Dr. Paulo Pezzuto, Dr. Carlos Borzone e Dra. Rosana Rocha, pelo empenho e imensas colaborações intelectuais, que enriqueceram substancialmente o trabalho. E finalmente agradeço à minha família pelo apoio e carinho e especialmente a minha esposa Mariana pela paciência, amor e amizade em todos estes anos.

PREFÁCIO

Antes de iniciar a tese propriamente dita, resolvi contar nesta seção um pouco do desenvolvimento das idéias que fizeram parte deste estudo, desde a sua concepção até o estado em que apresento este documento. Achei isto interessante, pois as idéias e meus próprios (pré) conceitos foram mudando no decorrer do tempo e olhando para trás é que se percebe o tamanho do caminho percorrido. Alguns conceitos aqui apresentados para argumentação serão tratados no decorrer da tese de maneira mais completa.

Um dos principais objetivos de estudos ecológicos é descrever e relacionar processos nos meios biótico e abiótico, buscando identificar relações causais que expliquem os padrões estruturais e o funcionamento dos ecossistemas. Esta é uma tarefa necessária, porém altamente complexa, devido, entre outros fatores, à natureza estocástica dos sistemas ecológicos e às distintas escalas espaciais e temporais envolvidas.

A estrutura dos sistemas ecológicos se expressa em várias escalas espaciais e temporais, sendo frequentemente necessário compartimentalizar os objetos de estudo, reduzindo o número de variáveis e processos de interesse em cada pesquisa. Desta forma, pesquisas em ecologia se restringem a poucas espécies e a um número reduzido de variáveis dentro de um universo muito mais amplo, ou seja, os ecossistemas. A escolha das variáveis a serem analisadas depende em grande parte de observações e do conhecimento empírico do cientista, sendo, portanto uma escolha potencialmente subjetiva.

Por muito tempo, a ecologia bêntica se concentrou no estudo das populações e comunidades em escalas temporais mensais, sazonais ou anuais refletindo o comportamento das associações com processos que ocorrem nesta escala (Constable, 1999). Esta ênfase nas escalas temporais de médio ou longo prazo está ligada às marcadas variações observadas em alguns parâmetros abióticos no período de um ano. A temperatura da água, por exemplo, varia de maneira cíclica e previsível, com altos valores no verão e baixos no inverno. No entanto, outros parâmetros relevantes para as associações bênticas são expressos em outras escalas de tempo e de forma aleatória ou não recorrente.

A questão das escalas de padrões e processos na natureza tem sido alvo de muita atenção recentemente na ecologia bêntica (Raffaelli et al., 2003). Trabalhos desenvolvidos por Morrissey, et al. (1992 a,b) mostraram que existem variações na

abundância de populações da fauna bêntica em várias escalas de espaço e tempo. A existência de variações em pequena escala temporal podem confundir comparações em grande escala (Underwood, 1991).

A literatura bêntica atual passou a enfatizar vários processos que podem provocar mudanças expressivas na composição e diversidade da fauna e que se manifestam em curtos períodos de tempo. Estes processos normalmente estão ligados a perturbações provocadas por fatores antrópicos como poluição, eutrofização (Raffaelli, 1998), dragagens para manutenção de canais de navegação (Newell et al., 1998) e pesca de arrasto (Thrush & Dayton, 2002) ou causas naturais como grandes tempestades e mudanças bruscas em parâmetros como a salinidade ou a concentração de oxigênio.

As idéias básicas para a realização deste estudo surgiram da combinação de informações da literatura (escalas de variação temporal e estabilidade de associações bênticas) com observações e estudos locais que indicam que eventos meteorológicos têm a potencialidade de causar grandes modificações na zona costeira do sul do Brasil, presumidamente afetando a própria fauna. O ponto de partida natural para tal trabalho é analisar a variação dos padrões estruturais da fauna bêntica na escala de ocorrência da perturbação. A ocorrência de perturbações ligadas a eventos meteorológicas pode ser comparada com situações de estabilidade ambiental para verificar se há um padrão recorrente de resposta da fauna às perturbações.

O primeiro problema associado ao trabalho é a alta imprevisibilidade dos eventos associados à atmosfera e ao clima. A previsão da duração e intensidade dos ventos só é conhecida com poucos dias de antecedência. O tempo decorrido entre a identificação dos períodos amostrais e o subsequente trabalho de campo, com toda a mobilização logística necessária, poderia ser muito curto. Estas condições foram corretamente antecipadas antes do início do trabalho e influenciaram na escolha da localização das estações de coleta.

Inicialmente a idéia era comparar áreas na zona de alta energia (ou seja, na desembocadura da Baía de Paranaguá) com áreas controle localizadas no interior do estuário. No entanto, o efeito do vento em áreas estuarinas, mesmo que reduzido, ainda gera pequenas ondas capazes de influenciar a disponibilidade de alimento, a alimentação e a dispersão da macrofauna (Bell et al., 1997). Devido à escala espacial de influência dos eventos meteorológicos (centenas de quilômetros) não foi possível delimitar uma área controle não afetada. Então, tanto do ponto de

vista logístico como do conceitual o uso de controles espaciais neste caso seria problemático, por um lado por não haver tempo suficiente para se coletar em todas as estações e por outro por não haver a possibilidade de controles não influenciados pela ação do vento sul. Optei por delimitar as estações de coleta próximas uma das outras sem controles espaciais.

No início do projeto, busquei analisar a influência das condições meteorológicas em pelo menos duas profundidades distintas, pois o efeito das ondas no fundo é inversamente proporcional à profundidade. Foram escolhidas então áreas rasas (1 m) e áreas profundas (8 m) na desembocadura da Baía de Paranaguá. As coletas em áreas profundas foram executadas com auxílio de mergulho autônomo devido à maior exatidão desse método quando comparado à coleta com busca-fundo.

O segundo problema encontrado foi a amostragem durante condições de instabilidade meteorológica. O deslocamento para os pontos de coleta dependia de barcos e as condições de navegação se tornaram limitantes para a amostragem nesses momentos. As atividades de mergulho autônomo também são prejudicadas em condições de agitação marítima. As coletas durante estes momentos de instabilidade foram suprimidas e o desenho amostral final incluiu somente amostragens antes e depois do evento, sendo este intervalo de aproximadamente seis dias.

A partir destas primeiras considerações, coletas piloto foram realizadas para testar o método amostral. O desenho amostral foi composto por três blocos, distando 1,5 km, em cada profundidade (1 e 8 m). Seis unidades amostrais foram coletadas em cada bloco. Durante as operações de mergulho, foi observada uma grande diferença na composição do substrato entre as áreas de sublitoral previamente escolhidas. A escolha inicial das estações havia sido feita apenas com base em cartas batimétricas, sem levar em consideração as possíveis diferenças associadas aos ambientes sedimentares. As principais características que distinguem as estações sublitorais estavam relacionadas com a compactação do sedimento, composição granulométrica e presença de mega-ondulações em um dos pontos e de megafauna em outro. As características de cada ponto se mantinham constantes por centenas de metros (observação pessoal), provavelmente condicionadas por processos que ocorrem em grande escala no estuário, como o transporte de areia, seleção de grãos e deposição de finos.

Duas alternativas poderiam ser tomadas para lidar com este problema

experimental. O ponto discrepante (profundidade de 8 m), não passível de uso como réplica do mesmo tratamento, poderia ser abandonado e a amostragem transferida para áreas semelhantes às demais. Por outro lado, o enfoque do trabalho poderia ser mudado, passando da idéia inicial de avaliar a diferença entre profundidades distintas para a análise de ambientes sedimentares distintos. A segunda alternativa pareceu mais atraente, pois o efeito de perturbações físicas deve ser certamente diferente em ambientes com características físicas tão distintas. Foram selecionadas então áreas entre-marés com diferentes características para a demarcação de novas estações, uma tarefa que não foi difícil, pois o Saco do Limoeiro é um grande mosaico de ambientes sedimentares.

A descoberta de substratos diferentes no sublitoral levou ao aprimoramento da hipótese inicial de trabalho. A profundidade passou a ser uma variável acessória, sendo as características dos ambientes sedimentares os alvos principais do trabalho. É necessário ressaltar que com esta mudança de enfoque foi abandonada uma característica do desenho amostral importante para o uso da análise da variância multifatorial como instrumento de teste de hipótese, a replicação dentro de cada tratamento. Seria impossível manter a idéia de trabalhar em quatro ambientes com três blocos amostrais com os recursos disponíveis. Isto demandaria seis mergulhos nas áreas sublitorais, no caso de três blocos, em um período onde dois já eram quase inviáveis. No entanto, a possibilidade de trabalhar com técnicas multivariadas como alternativa incentivou a mudança definitiva no desenho amostral.

O objetivo geral do trabalho foi avaliar as variações em curto prazo dos parâmetros ecológicos estudados buscando associar os resultados a condições meteorológicas e ambientes sedimentares distintos. Dois objetivos específicos foram propostos: 1. analisar possíveis relações entre descritores ecológicos da fauna e as características físicas dos ambientes sedimentares; 2. avaliar o potencial das perturbações associadas ao vento sul em provocar mudanças estruturais na infauna bêntica.

Relações de causalidade simples são difíceis de estabelecer em quaisquer sistemas complexos. Tentativas anteriores de explicar as variações nas associações infaunais por meio de um único “super parâmetro” não foram bem sucedidas, como por exemplo, no caso da granulometria (ver Snelgrove & Butman, 1994 para uma discussão a respeito do tópico). Porém, por se conhecer a capacidade de variação da infauna em curtos períodos de tempo e por se tratarem

de eventos meteorológicos de grande escala e alta energia, optei pela realização do trabalho.

INTRODUÇÃO

Os fundos marinhos não consolidados são os ambientes mais extensos do globo terrestre, estando presentes desde as regiões entre marés até as grandes profundidades (Murray et al., 2002). A granulometria, mineralogia, estabilidade e porosidade dos sedimentos variam consideravelmente em várias escalas espaciais, formando substratos muito heterogêneos.

Estes substratos são colonizados por associações de organismos que vivem dentro da matriz sedimentar não consolidada. Estes organismos, chamados de infauna, possuem uma alta diversidade taxonômica e ocupam diferentes estratos do sedimento de acordo com o seu hábito de vida. A infauna incorpora em sua definição os organismos macrofaunais, que são retidos em malha de 0,5 mm, e meiofaunais, retidos em malha de 0,063 mm.

Estudos formais sobre a distribuição espacial das associações bênticas em função das características do sedimento vêm sendo desenvolvidos desde o início do século XX (Petersen, 1913). Estes primeiros trabalhos procuravam relacionar a ocorrência e distribuição da fauna bêntica com as características do sedimento (Sanders, 1958, Gray, 1974). Estudos subseqüentes tentaram buscar parâmetros sedimentares que explicassem a ligação entre tipos de sedimento (arenoso ou lamoso) e grupos alimentares (depositívoros e suspensívoros) (Rhoads & Young, 1971).

Características granulométricas, teor de matéria orgânica e outras variáveis foram usadas para explicar a ocorrência de associações bênticas relacionadas a ambientes distintos. Porém, inferências sobre relações causais lineares, entre parâmetros do substrato e a fauna, falharam em mostrar resultados convincentes (ver Snelgrove & Butman, 1994 para uma revisão detalhada sobre o assunto). Considerando que a maior parte dos sedimentos de fundo reflete o fluxo na camada limite ("boundary layer") e o regime de transporte sedimentar, as correlações entre fauna e sedimento podem não ser causadas pelo sedimento em si, mas pelos processos físicos que criam o ambiente sedimentar (Snelgrove & Butman, 1994). No entanto, análises da composição granulométrica podem ser um indicativo dos processos que agem em uma determinada região e da estabilidade das feições sedimentares (Knebel, et al., 1999).

Novas tecnologias de mapeamento do fundo oceânico (Hewitt et al., 2004,

Knebel et al., 1996, 1999; Mettam et al. 1994; Zajac et al., 2003) mostraram que realmente existem fortes relações entre ambientes sedimentares, definidos como regiões homogêneas do fundo na escala de quilômetros (escala da paisagem; “landscape” ou “benthoscape ecology” - Zajac, et al., 2000), e a fauna bêntica. Em escalas menores (m²) as propriedades do sedimento passam a ser menos variáveis e as interações biológicas têm um papel determinante na distribuição das populações e composição das associações bênticas (Thrush, 1991).

Uma grande parte das populações da macro e meiofauna possuem hábito de vida sedentário e capacidade de deslocamento no sedimento e migração voluntária restritos a pequenas distâncias, na escala de milímetros a centímetros. Essas características poderiam proporcionar estabilidade às associações infaunais. Estabilidade, no entanto, permanece um conceito ambíguo em estudos ecológicos. O termo tem sido utilizado sob pelo menos cinco acepções diferentes: estabilidade em termos estritamente matemáticos, persistência, resiliência, resistência e variabilidade (Harrison, 1979, Turner, et al., 1995). Persistência pode ser definida como a constância de algum parâmetro no decorrer do tempo; variabilidade se refere ao grau de flutuação de um parâmetro no decorrer do tempo; resiliência se refere à habilidade do sistema de se recuperar e continuar funcionando após distúrbios; e resistência descreve a habilidade do sistema de resistir a perturbações (Turner et al., 1995). Neste trabalho, o conceito de estabilidade é tratado como a persistência dos descritores ecológicos das associações no decorrer do tempo.

Associações bênticas tendem a apresentar marcadas variações em escalas de tempo (Morrissey et al., 1992a). Variações em longo prazo estão relacionadas a ciclos hídricos e térmicos sazonais e inter-anuais especialmente para as espécies maiores com ciclo de vida mais longo (Gray & Christie, 1983; Tunberg & Nelson, 1998). Por outro lado, espécies com tamanho reduzido e ciclos de vida curtos tendem a ser afetadas por processos em escalas de tempo menores. Por habitarem um ambiente dinâmico de interface entre a coluna d'água e o sedimento os organismos infaunais são altamente susceptíveis a perturbações (Morrissey *et al.* 1992; Hall, 1994; Armonies, 2000).

O termo perturbação foi definido por Pickett & White (1985) como um evento particular no tempo que desestabiliza a estrutura das populações, comunidades ou ecossistemas provocando mudanças no ambiente físico ou na disponibilidade de recursos. Esta definição incorpora uma grande variedade de processos de natureza física, química e biológica. As perturbações de natureza física provocam uma

acentuada desestabilização e mobilização das frações sedimentares, com efeito potencialmente relevante para os organismos infaunais (Sherman & Coull, 1980; Probert, 1984; Hall, 1994; Schratzberger & Warwick, 1998). Estão geralmente associadas a fatores naturais ou antropogênicos, como tempestades, a pesca de arrasto e a dragagem de canais (Ellis, et al., 2000).

As camadas superficiais dos ambientes sedimentares estuarinos e costeiros são naturalmente móveis devido à ação de correntes e ondas (Miller et al., 2002). No entanto, o grau de mobilização de diferentes ambientes sedimentares pode ser bastante variável de acordo com a hidrodinâmica e o nível de complexidade estrutural dos sedimentos. Os ambientes podem ser enquadrados em quatro categorias determinadas por processos sedimentares de longo prazo, descritas por Knebel, et al. (1999): 1. regiões de erosão ou não deposição; 2. regiões de transporte de areia; 3. região de seleção e retrabalhamento; 4. região de deposição de finos. A relação entre a complexidade estrutural do sedimento e a diversidade da fauna foi revisada por Gray (1974, p.249) que relata alta correlação entre a diversidade e heterogeneidade sedimentar.

Muitas espécies podem apresentar alta resiliência aos eventos de deposição e erosão do sedimento (Bock & Miller, 1995), mas a suscetibilidade de cada táxon pode variar consideravelmente. Os processos de dispersão e assentamento que ocorrem após perturbações ambientais determinam a renovação das associações bênticas em áreas previamente impactadas (Negrello Filho et al., em prep.). Vários táxons da meiofauna e também da macrofauna têm sido coletados na coluna d'água (Armonies, 1990, 2000, Comito, 1995, Turner, 1997). Estudos sobre a dispersão da infauna têm demonstrado que o transporte pela coluna d'água propicia redistribuição de organismos com influência direta na distribuição espaço temporal das populações em várias escalas (Günther, 1992, Palmer, 1988, 1996, Negrello Filho et al., em prep.). Alguns táxons como os copépodes harpacticóides, anfípodas e anfioxos podem deixar o substrato ativamente, mas a grande maioria dos organismos é transportada passivamente com o sedimento.

As tempestades são frequentemente descritas como sendo as perturbações físicas naturais mais severas em ambientes marinhos e estuarinos rasos (Dobbs & Vozarick, 1983, Hall, 1994). Dependendo da natureza, intensidade e duração da perturbação, dois efeitos potenciais podem influenciar a recuperação do sistema - a mortalidade dos organismos ou a sua emigração em escalas espaciais além dos padrões normais de dispersão (Rees et al., 1976; Dernie et al. 2003a). Estas

conclusões são frequentemente baseadas em inferências correlacionais e não em testes formais de hipótese por vias experimentais (Underwood et al., 2000), haja vista que a escala continental dos eventos impossibilita a avaliação por experimentos manipulativos (Raffaelli & Moller, 2000).

O termo tempestade (inglês “storm”) frequentemente usado na literatura bêntica incorpora eventos meteorológicos muito variáveis. Dependendo da geografia e localização das áreas e também da intensidade e frequência dos eventos, a ação das tempestades nos ecossistemas costeiros pode ser substancialmente diferente dificultando generalizações sobre seus efeitos, muito embora, a correlação entre o regime de ondas e a estabilidade do sedimento seja bem estabelecida (Bock & Miller, 1995, Comito *et al.*, 1995, Bell, *et al.*, 1997, Green, *et al.*, 1995, 1997, Thrush *et al.*, 1996, Williams & Rose, 2001).

Rees *et al.* (1976) demonstraram que a ação de correntes e ondas amplificadas por uma tempestade pode ressuspender os sedimentos superficiais causando um aumento na mortalidade e redistribuição da infauna (Dobbs & Vozerick, 1983). Posey *et al.* (1996) mostraram que um terço da fauna apresentou declínio significativo na abundância após uma tempestade em uma área a treze metros de profundidade, mas também observou que a variação de curto prazo era menos intensa que variação anuais. Gallucci & Netto (2004), no primeiro estudo experimental do efeito das frentes frias no sul do Brasil, mostraram o decréscimo na abundância da macrofauna, meiofauna e particularmente dos Nematoda da camada superficial do sedimento durante a passagem de um sistema frontal.

As condições meteorológicas da região costeira do estado do Paraná podem ser caracterizadas, de forma geral, por dois estados distintos: predominância de ventos nordeste associados a condições mais amenas de ondas e precipitação, com menores valores de velocidade do vento e menor altura de onda, e ventos sul/sudeste com características fortemente associadas a condições de agitação marítima causada pela intensificação dos ventos e aumento da altura de ondas (<http://www.cptec.inpe.br>). Desta forma, situações com predomínio do vento sul podem estar relacionadas a perturbações mais intensas aos fundos sedimentares rasos, por representarem condições de maior energia.

Este trabalho visa analisar a estabilidade de curto prazo das associações macrofaunais e meiofaunais da entrada da Baía de Paranaguá em diferentes ambientes sedimentares e condições meteorológicas. Inicialmente é abordada a relação entre estabilidade sedimentar e diversidade da fauna. Para isto, são

analisados quatro ambientes sedimentares com propriedades distintas serão analisados. Os ambientes diferenciam-se basicamente pela complexidade textural, considerada como um indicativo da estabilidade física do fundo, e a profundidade. Sabendo que a geomorfologia dos fundos sedimentares mantém as suas características estruturais em grande escala (km²) por períodos mais longos de tempo (Brown et al., 2002), propõe-se a hipótese que ambientes fisicamente mais estáveis (“estabilidade” compreendida como estabilidade sedimentar) abrigarão associações bênticas mais diversas, medidas por índices de diversidade (H1).

Como segundo objetivo, o trabalho procura identificar padrões recorrentes de resposta das comunidades bênticas aos eventos de perturbações físicas do sedimento. Segundo Underwood *et al.* (2000), a descrição de padrões é o primeiro passo para o entendimento da dinâmica de mudanças que ocorrem em ambientes naturais, determinadas por processos específicos. Se as perturbações em períodos de vento sul causam desestabilização da matriz sedimentar, aumentando a possibilidade de transporte ou mortalidade da fauna, serão observadas modificações nos descritores ecológicos (H2). A relação de similaridade espacial entre as estações também poderá sofrer alteração em função da redistribuição dos componentes da fauna pelos ambientes sedimentares. Períodos sem a perturbação deverão permanecer inalterados ou mostrar modificações de menor magnitude.

MATERIAIS E MÉTODOS

Área de Estudo

Este estudo foi realizado na desembocadura da Baía de Paranaguá, numa área localizada entre a Ilha do Mel e o balneário de Pontal do Sul - Paraná (25°S, 48°W). Foram determinadas duas estações de coleta na região entre marés, com profundidade de um metro no nível médio de maré. Os fundos permanecem emersos por poucas horas do dia somente em marés de sizígia. As duas estações sublitorais foram demarcadas a uma profundidade em média de oito metros. Além das diferenças em relação a profundidades, buscou-se, tanto na planície de maré quanto no sublitoral, a delimitação das estações de coleta em ambientes sedimentares distintos. Os fundos sublitorais são influenciados diretamente pela ação de fortes correntes (2,5 m/s - Lana, et al., 2000), no entanto, não existem medidas precisas nos pontos de amostragem. A classificação destes ambientes quanto à média granulométrica e ao grau de seleção é apresentada na tabela 1.

As estações entre marés se localizam no Saco do Limoeiro ou Mar de Dentro, localizado na face oeste da Ilha do Mel (Fig. 1), em uma planície de maré muito desenvolvida, cortada por um canal pouco profundo formado por correntes de enchente. O Saco do Limoeiro está abrigado ao sul pelos bancos de areia presentes entre a Ilha da Galheta e Pontal do Sul e ao norte pelo próprio prolongamento da Ilha do Mel.

A descrição das estações foi baseada em uma amostragem descritiva de parâmetros sedimentares com quatro réplicas amostrais em cada estação juntamente com observações de campo. Uma das estações entre-marés, chamada de planície abrigada (PLAN AB – UTM 770222S 7171125W), é protegida dos ventos do quadrante sul por morros da Ilha do Mel. Apresenta sedimentos moderadamente selecionados com alto grau de compactação e presença de manchas de macroalgas e *Halodule* sp. (Fig. 2). A outra estação entre marés, chamada planície exposta (PLAN EX – UTM 766575S 7173568W), está localizada em um esporão arenoso no limite do Saco de Limoeiro, fortemente influenciado pela ação de ondas provenientes do quadrante sul. Apresenta sedimento composto por areia fina muito bem selecionada (Fig. 2) (Araújo, 2001 - ponto S4).

Estudos prévios no Saco do Limoeiro foram desenvolvidos por Couto (1996) e Couto & Savian (1998), que trataram da estratificação, zonação e variabilidade

espaço-temporal da macrofauna bêntica da região entre-marés e de suas características sedimentológicas. A dinâmica sedimentar e a evolução paleogeográfica do Saco do Limoeiro foram estudadas por Araújo (2001). Corgosinho (2002) estudou a meiofauna na região.

As características sedimentares das duas estações de coleta sublitorais também diferem muito entre si. A primeira estação (SUB RIP – UTM 765772S 7173654W) se localiza em uma região de transporte de sedimento, composta por areia fina muito bem selecionada (Fig. 2), com “ripples” ou ondulações de até 5 m de comprimento e 40 cm de altura. A segunda estação (SUB MEG – 767160S 7172480W), com sedimento variando entre moderadamente e pobremente selecionado (Fig. 2), se caracteriza pela presença conspícua de espécies da megafauna, como Holothuroidea, Asteroidea, Porifera e Cnidaria.

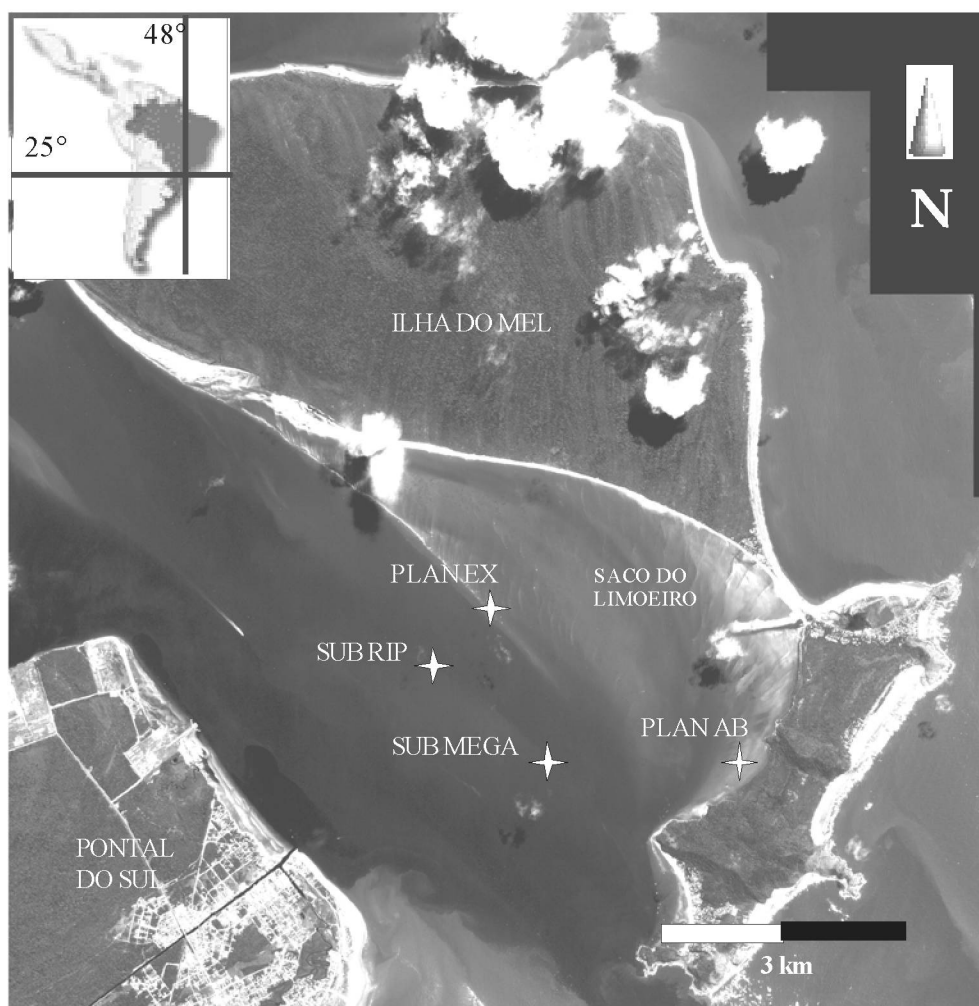


Fig. 1. Foto aérea da área de estudo mostrando a Ilha do Mel e o balneário de Pontal do Sul (PR), com localização das estações de amostragem. As estações sublitorais (SUB RIP e SUB MEG) se localizam paralelas ao Canal da Galheta, principal acesso à Baía de Paranaguá. As estações entre-marés (PLAN AB e PLAN EX) se localizam nos extremos opostos do Saco do Limoeiro.

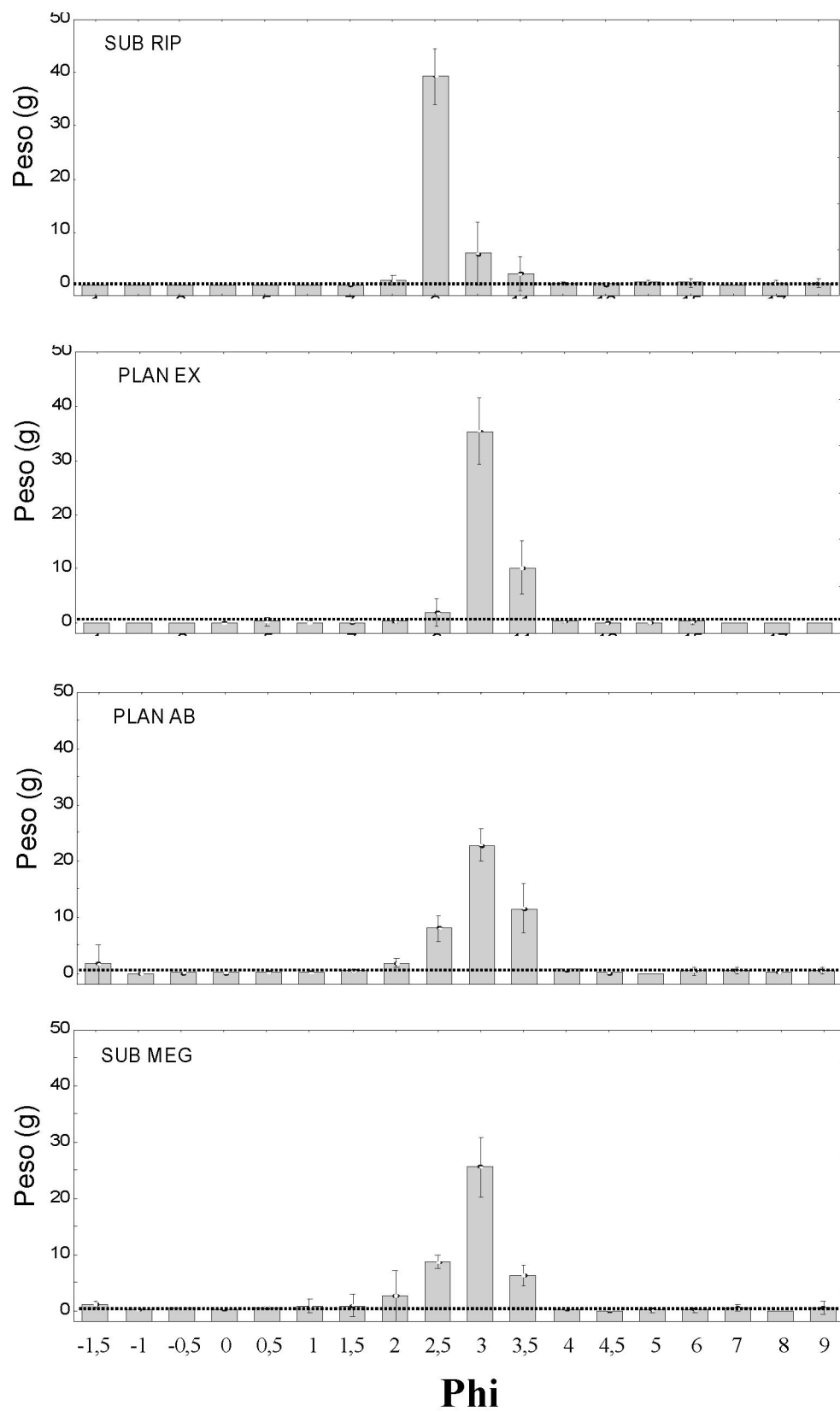


Fig. 2. Distribuição das frações sedimentares em cada ambiente com médias e erros padrão de quatro réplicas.

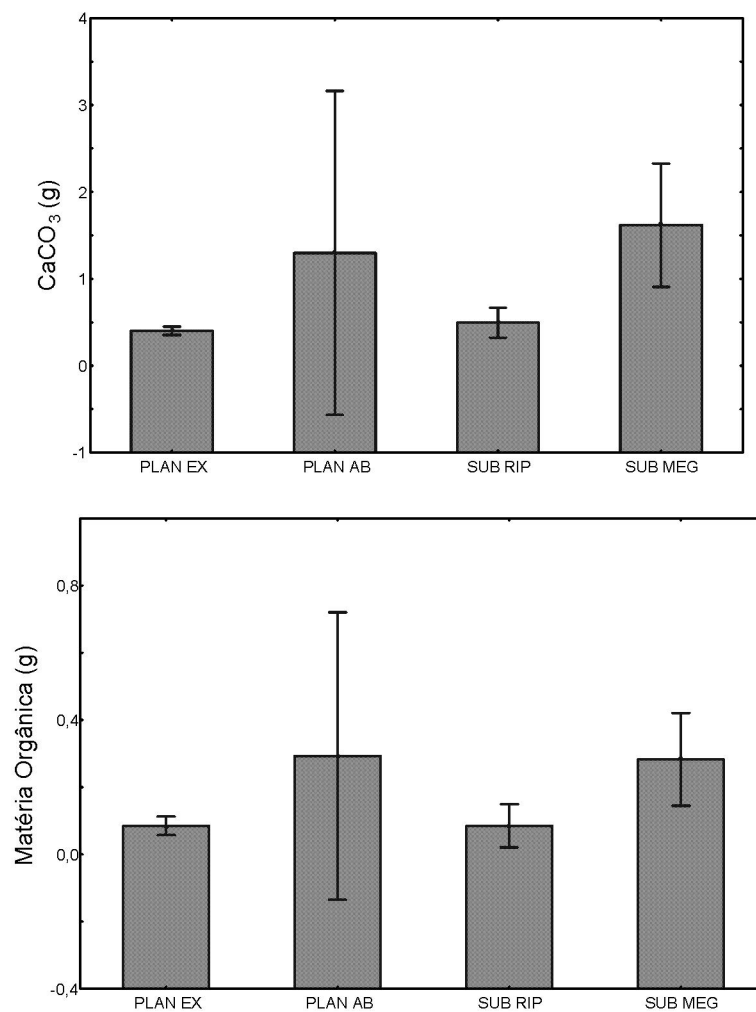


Fig. 3. Teores de carbonato de cálcio (g) e matéria orgânica (g) nos quatro pontos amostrais.

Tabela 1. Média granulométrica e grau de seleção de quatro réplicas nos quatro ambientes sedimentares

	Média	Classificação	Seleção	Classificação
PLAN EX I	2,886	Areia fina	0,2956	Muito bem selecionado
PLAN EX II	2,775	Areia fina	0,2252	Muito bem selecionado
PLAN EX III	2,818	Areia fina	0,3305	Muito bem selecionado
PLAN EX IV	2,881	Areia fina	0,3023	Muito bem selecionado
PLAN AB I	2,63	Areia fina	0,9084	Moderadamente selecionado
PLAN AB II	2,773	Areia fina	0,5056	Moderadamente selecionado
PLAN AB III	2,73	Areia fina	0,5499	Moderadamente selecionado
PLAN AB IV	2,829	Areia fina	0,8048	Moderadamente selecionado
SUB RIP I	2,394	Areia fina	0,3498	Muito bem selecionado
SUB RIP II	2,287	Areia fina	0,2358	Muito bem selecionado
SUB RIP III	2,78	Areia fina	0,226	Muito bem selecionado
SUB RIP IV	2,359	Areia fina	0,3388	Muito bem selecionado
SUB MEG I	2,685	Areia fina	1,157	Pobremente selecionado
SUB MEG II	2,654	Areia fina	0,7346	Moderadamente selecionado
SUB MEG III	2,332	Areia fina	0,7556	Moderadamente selecionado
SUB MEG IV	2,637	Areia fina	0,693	Moderadamente selecionado

Amostragem

A escala espacial de estudos ecológicos possui pelo menos três componentes: o tamanho da unidade amostral; a distância entre as unidades amostrais; e a área em que a amostragem ocorre (Hewitt, et al., 1998; Raffaelli e Moller, 2000). O efeito das perturbações físicas causadas pelas ondas deve se concentrar nos primeiros centímetros do sedimento (Posey et al., 1996, Gallucci & Netto, 2004) e é também nesta camada que a maioria dos organismos se encontra. Este trabalho monitorou as mudanças nos descritores ecológicos nos primeiros cinco centímetros de profundidade tanto para a macrofauna como para a meiofauna. Optou-se por utilizar um amostrador com 15 centímetros de diâmetro para a macrofauna e 3 cm de diâmetro para a meiofauna.

Neste trabalho foram coletadas dez amostras para análises da macrofauna e três para a meiofauna. Para uma maior precisão nas estimativas de abundância média (resultados com menor erro padrão) seria recomendável o aumento do número de réplicas para a meiofauna. No entanto, a capacidade de processar as amostras seria incompatível com o tempo disponível. As coletas no sublitoral foram realizadas por meio de mergulho autônomo com os mesmos amostradores utilizados na planície de maré. Operações de mergulho no estuário como um todo e particularmente na região da desembocadura são restritas aos estofos da maré, devido à ação de fortes correntes de vazante e enchente nos demais períodos do dia. Além do tempo limitado para a coleta, as condições de turbidez da água raramente permitem um mergulho com mais de 1 m de visibilidade, sendo necessária a utilização de um cabo guia para orientação.

A área delimitada para cada estação (700 m²) foi composta por um círculo com raio de 15 m a partir da coordenada central. Neste experimento buscou-se delimitar as áreas amostrais com a maior exatidão possível, pois as associações bênticas possuem variabilidade em pequenas escalas espaciais (Morrissey et al., 1992b). A localização exata das estações é de fundamental importância, pois diferenças na localização das estações podem confundir padrões espaciais com tendências temporais (Thrush et al., 1994). Dois métodos foram utilizados para se demarcar as áreas de estudo, a inserção de uma malha de estacas no fundo e o uso de bóias de superfície. A utilização de bóias não obteve sucesso, pois, apesar de fixas ao substrato não foram encontradas em amostragens subseqüentes, talvez

devido às condições rigorosas das correntes ou à remoção por pescadores da região. Desta forma, em todas as estações foram estabelecidos pontos de referência marcados com estacas e GPS. A precisão do GPS em encontrar os pontos marcados com estacas foi testada com resultados bastante convincentes. A localização das estações sublitorais dependeu exclusivamente do GPS, pois, a baixa visibilidade impedia a visualização imediata das estacas, que eram eventualmente encontradas ao acaso em algumas oportunidades.

Quando a coordenada de referência era encontrada, o cabo guia atado a uma bóia, contendo duas ancoras e os acessórios para coleta, era liberado de forma a ficar esticado no fundo. Dois mergulhadores faziam a coleta das amostras para macro e meiofauna que eram acondicionadas em sacos plásticos e posteriormente em bolsas amarradas ao longo do cabo. Ao final da operação de mergulho o cabo guia, contendo as amostras, era recolhido à embarcação.

A distância entre as unidades amostrais é muito importante para se obter a independência e a representatividade da amostragem. Foi estabelecido neste trabalho que as unidades amostrais não poderiam ser coletadas em distâncias menores que 1 m para assegurar a independência diminuindo o efeito de borda. Para se obterem amostras representativas buscou-se dispersar as unidades amostrais na área de estudo em cada estação. A estação SUB RIP possui mega ondulações que normalmente apresentam heterogeneidade entre crista e cava. No entanto, testes executados durante coletas piloto não mostraram diferenças significativas nesta área. Sendo assim, o procedimento de coleta foi o mesmo realizado nas outras áreas.

A previsão de tempo foi um fator fundamental para o desenvolvimento deste trabalho. Para o monitoramento das condições do tempo foi utilizado o sítio na internet do Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais (INPE) – CPTEC (<http://www.cptec.inpe.br>). Os registros locais da velocidade e direção dos ventos foram obtidos junto ao Centro de Estudos Mar. As amostragens foram realizadas em quatro períodos distintos, compondo assim quatro experimentos. Em cada período amostral situações pré e pós perturbação foram amostradas. Nos dois experimentos iniciais (exp. 1 – de 07/02 a 26/02 e exp. 2 – de 24/04 a 06/05) foram amostrados três e duas datas pré-perturbação respectivamente. Nos experimentos 3 e quatro apenas uma data pré perturbação foi amostrada. O experimento 1 foi realizado nos dias 07/02, 13/02 e 20 e 26/02/2003; o experimento 2, nos dias 24/04, 29/04 06/05/2003; o experimento 3 nos dias 12/09 e 19/09/2003 e o experimento 4

nos dias 10/11 e 18/11/2004, apenas para a macrofauna das planícies de maré. As datas e siglas de cada período amostral, utilizadas no decorrer do trabalho, são apresentadas na tabela 2.

As amostras da macrofauna foram lavadas em peneira com malha de 0,5 mm. Os organismos macrofaunais foram contados e identificados até a menor categoria taxonômica possível, e freqüentemente morfotipos, sob microscópio estereoscópico. As amostras da meiofauna foram processadas segundo procedimento de Somerfield & Warwick (1996). Inicialmente as amostras foram lavadas em um jogo de peneira de 1 mm e 0,063 mm. Os organismos e detritos retidos na malha de 1 mm foram descartados. O material retido na peneira de 0,063 mm foi transferido para frascos de vidro e conservado em álcool 70 %. A meiofauna foi então separada por flotação com utilização de sílica coloidal (Ludox TM 50) diluída a gravidade específica de 1.15 e preservada em álcool 70 %. As amostras foram transferidas para glicerol. Após montagem em lâminas permanentes, a meiofauna foi identificada em nível de grandes grupos. Os Nematoda foram adicionalmente identificados no nível genérico e posteriormente quantificados.

Análises

Neste trabalho foram utilizadas técnicas multi e univariadas para descrever as tendências de variação dos dados faunísticos e para testar a significância estatística desta variabilidade. A partir dos dados de abundância foram construídas matrizes de similaridade entre as amostras usando o índice de Bray-Curtis de similaridade, com os dados transformados pela raiz quarta. Em análises paramétricas, os dados são transformados para se adequarem a um padrão de distribuição normal, característica exigida como premissa para a validade do teste estatístico, mas ausente em grande parte das distribuições empíricas inferidas de estudos de ecologia bêntica. A transformação nesse caso tem o papel de balancear a importância de espécies raras e espécies numericamente dominantes na determinação da similaridade entre duas amostras, reduzindo o peso de cada espécie na composição do índice (Clark & Warwick, 1994). A raiz quarta é considerada uma transformação com peso intermediário. Dados brutos podem ser altamente influenciados pelas espécies mais abundantes. Em contraposição, dados de presença e ausência desconsideram a abundância dos organismos. Foram usadas três matrizes de similaridade com dados de ocorrência e abundância para

as análises: organismos da macrofauna, grandes grupos da meiofauna e gêneros de Nematoda. Os Nematoda foram separados do restante da meiofauna devido a grande distância na resolução taxonômica.

A primeira hipótese do trabalho de que ambientes fisicamente mais estáveis abrigarão associações mais diversas foi testada utilizando-se uma análise de variância (ANOVA) sobre os dados de diversidade, considerando todas as amostras coletadas na mesma estação como réplicas. Este procedimento equilibrou possíveis diferenças sazonais que poderiam influenciar a comparação dos dados. O teste post-hoc de Tukey foi utilizado para se avaliar a fonte das variações significativas identificadas pela ANOVA.

Para testar as possíveis diferenças entre datas amostrais e também entre estações foi utilizada a análise de similaridade (ANOSIM), no pacote estatístico PRIMER. A ANOSIM é baseada na comparação das similaridades entre amostras por meio de ranqueamento. O resultado gráfico da similaridade entre datas ou estações foi obtido pela análise de proximidade MDS. Para se testar a segunda hipótese do trabalho utilizou-se a ANOSIM seguida do MDS, em cada uma das três matrizes separadamente, para avaliar a similaridade entre todas as réplicas coletadas numa mesma data. Se a fauna de ambientes sedimentares distintos fosse realmente diferente, a ANOSIM mostraria diferenças significativas. Por outro lado se as perturbações aumentarem o intercâmbio de organismos entre os ambientes sedimentares, as diferenças previamente observadas iriam se extinguir.

A comparação das datas de coleta em cada estação por meio da ANOSIM e MDS deverá mostrar alterações significativas da riqueza específica, abundância e diversidade após a ocorrência do evento de perturbação. A medida escolhida para se avaliar mudanças nos padrões de dominância das populações macrofaunais e de nematóides foi a contribuição relativa das espécies calculada pela análise SIMPER em cada data amostral.

Tabela 02. Datas amostrais pré e pós perturbação e siglas dos experimentos.

Experimento	Pré-perturbação	Pós-perturbação
1	07/02/2003	
	13/02/2003	
	20/02/2003	26/02/2003
2	24/04/2003	
	29/04/2003	06/05/2003
3	12/09/2003	19/09/2003
4	10/11/2004	18/11/2004

RESULTADOS

Eventos meteorológicos

O primeiro experimento foi realizado no mês de fevereiro de 2003. Durante este mês o vento predominante soprou de leste a nordeste com baixa intensidade do dia 7 até o dia 20 (Fig. 4A e 4B). Neste período foram realizadas amostragens pré-perturbação nos dias 07, 13 e 20. No dia 20 os ventos do quadrante sul, que atingiram até 11 m/s, sopraram por aproximadamente 48 horas, diminuindo a velocidade e mudando a direção em meados do dia 23 (Fig 4C). No dia 26 foram realizadas amostragens pós- perturbação.

No segundo experimento o evento de perturbação analisado atingiu a área de estudo na noite de primeiro de maio com duração aproximada de 48 horas, com rajadas atingindo 10 m/s (Fig. 4E). As amostragens pré-perturbação foram realizadas nos dias 24 e 29 de abril (Fig. 4D). Durante este período o vento soprou com direções variando entre leste e nordeste com baixa intensidade. A amostragem pós-perturbação foi realizada em 06 de maio.

No experimento realizado em setembro, entre os dias 12 e 19, houve dois períodos com vento sul totalizando mais de sessenta horas. O primeiro evento ocorreu nos dias 13 e 14 e o segundo nos dias 16 e 17. Os ventos do quadrante sul atingiram a velocidade de 9 m/s (Fig. 4F). Em novembro foi realizado o último experimento, entre os dias 10 e 18, com duração total de 48 horas (Fig. 4G). Neste período foi prevista a possibilidade de formação de um segundo ciclone extratropical, que se assemelharia ao ciclone Catarina, que atingiu o sul do país em meados de maio de 2004. O sistema frontal trouxe ventos bastante intensos com rajadas de até 11 m/s.

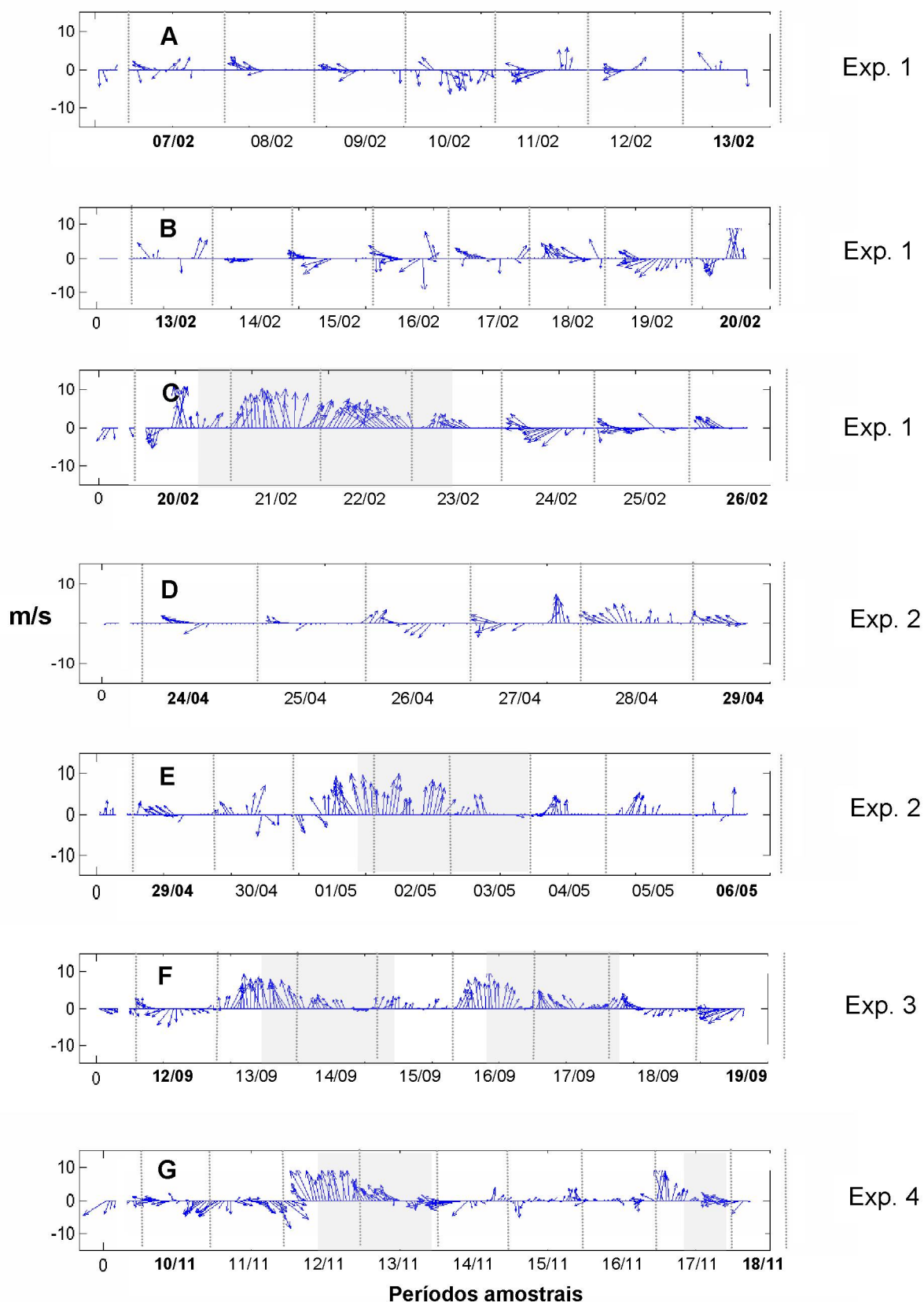


Fig. 4. Gráfico vetorial da intensidade e direção do vento nos períodos amostrais (A – G) nos quatro experimentos. Datas onde foram realizadas as amostragens são mostradas nas extremidades de cada gráfico. Períodos com ventos do quadrante sul estão realçados em cinza.

Padrão de dominância da fauna nos distintos ambientes sedimentares

Foram observadas variações na ocorrência e abundância da macrofauna e meiofauna locais não relacionadas com os períodos de perturbação (Tabela 3). As alterações mais marcantes estiveram relacionadas com períodos mais longos, provavelmente em resposta a variações sazonais. Na planície abrigada, por exemplo, o poliqueta *Terebellides anguicomus* foi uma das espécies com comportamento sazonal. Dominante de outubro a fevereiro, sua população diminuiu abril a setembro, desaparecendo da área em novembro. Uma espécie de Capitellidae (Polychaeta) (identificado como morfotipo 39) aumentou sua contribuição relativa de 4% em fevereiro de 2003 para aproximadamente 20 % em setembro e novembro de 2004. Por outro lado, o poliqueta lumbrinerídeo *Ninoe* sp. variou pouco entre datas, estando presente em todas as amostragens com contribuição relativa média de 25 % (Tabela 3).

Na planície abrigada, o poliqueta *Armandia* sp. foi a espécie mais abundante em todas as datas amostrais, freqüentemente apresentando contribuição relativa acima de 60%. Outras espécies abundantes nesta região incluíram um anfípoda identificado como morfotipo 3, e o poliqueta *Scolelepis* sp. que apresentaram variações de densidade pouco correlacionáveis com as frentes frias (Tabela 3).

O sublitoral com ondulações foi dominado por espécies extremamente vágeis que podem emergir do sedimento e se deslocar na coluna d'água em momentos propícios. Duas espécies de anfípodas (morfotipos 3 e 10) e o anfioxo *Branchiostoma* sp. foram os organismos mais abundantes. O ofeliídeo *Armandia* sp. ocorreu ocasionalmente entre as espécies com maior contribuição (Tabela 3).

O sublitoral com megafauna também foi dominado em grande parte do período amostral pelo anfioxo *Branchiostoma* sp. As populações de *Laonice* sp., *Corbula* sp., *Magelona* sp e *Neanthes* sp. foram as espécies com maior contribuição relativa.

Tabela 3. Lista dos táxons com maior contribuição relativa para o total da macrofauna, em cada data, gerada pela análise SIMPER. Amostragens pós perturbações estão realçadas em cinza.

	PLAN EX	PLAN AB	SUB RIP	SUB MEG
03/10/02	<i>Armandia</i> (54,34)	<i>Ninoe</i> (29,66)	Amphipoda 3 (48,72)	<i>Branchiostoma</i> (66,4)
	<i>Scolecopsis</i> (23,37)	<i>Terebellides</i> (23,69)	<i>Branchiostoma</i> (38,37)	<i>Armandia</i> (6,79)
	<i>Ophelina</i> (14,72)	<i>Scoloplos</i> (11,71)	<i>Armandia</i> (6,55)	<i>Corbula</i> (5,53)
	-	Capitellidae (9,62)	-	Syllidae (4,61)
	-	<i>Bulla</i> (6,20)	-	<i>Ninoe</i> (4,48)
08/10/02	<i>Armandia</i> (35,94)	<i>Terebellides</i> (25)	Amphipoda 3 (72,01)	<i>Branchiostoma</i> (25,5)
	<i>Scolecopsis</i> (20,6)	Amphipoda 3 (17,26)	<i>Armandia</i> (16,69)	<i>Corbula</i> (19,71)
	Amphipoda 3 (19,92)	<i>Ninoe</i> (16,55)	<i>Branchiostoma</i> (11,3)	Holothuroidea (13,93)
	<i>Kalliapseudes</i> (17,80)	Goniadidae (8,88)	-	<i>Magelona</i> (13,09)
		Maldanidae (8,74)	-	Ophiuroidea (12,41)
07/02/03	<i>Armandia</i> (66,09)	<i>Terebellides</i> (44,1)	<i>Branchiostoma</i> (41,78)	<i>Branchiostoma</i> (41,38)
	<i>Scolecopsis</i> (17,97)	Maldanidae (25,91)	Amphipoda 10 (18,08)	<i>Corbula</i> (19,23)
	<i>Aedicira</i> (11,13)	<i>Ninoe</i> (20,83)	Amphipoda 3 (14,97)	Amphipoda 10 (4,71)
	-	-	<i>Microspio</i> (7,00)	Crustacea (4,46)
	-	-	Amphipoda 79 (5,00)	<i>Scoloplos</i> (4,31)
13/02/03	<i>Armandia</i> (68,45)	<i>Terebellides</i> (31,42)	<i>Branchiostoma</i> (28,74)	<i>Branchiostoma</i> (14,05)
	<i>Scolecopsis</i> (27,28)	<i>Ninoe</i> (23,67)	<i>Aedicira</i> (17,27)	<i>Laonice</i> (12,89)
	-	<i>Scoloplos</i> (14,18)	Amphipoda 10 (10,28)	<i>Magelona</i> (10,0)
	-	Paraonidae (10,12)	Amphipoda 3 (9,09)	Cirratulidae (9,75)
	-	Capitellidae (5,07)	Amphipoda 79 (6,99)	Syllidae (6,71)
20/02/03	-	-	<i>Branchiostoma</i> (41,31)	<i>Branchiostoma</i> (21,63)
	-	-	Amphipoda 10 (24,30)	Cirratulidae (9,72)
	-	-	<i>Spio</i> (9,98)	Holothuroidea (6,33)
	-	-	Amphipoda 3 (7,80)	Ophiuroidea (5,99)
	-	-	Amphipoda 79 (3,90)	<i>Magelona</i> (4,70)
26/02/03	<i>Armandia</i> (78,08)	Lumbrineridae (35,45)	<i>Branchiostoma</i> (34,82)	<i>Branchiostoma</i> (20,68)
	Glyceridae (10,68)	<i>Terebellides</i> (29,50)	Amphipoda 10 (23,73)	Amphipoda 3 (9,58)
	<i>Scolecopsis</i> (6,56)	<i>Neanthes</i> (5,82)	Amphipoda 3 (10,90)	Nemertea (8,06)
	-	Goniadidae (5,07)	<i>Aedicira</i> (6,44)	<i>Laonice</i> (7,71)
	-	Capitellidae (4,70)	Amphipoda 79 (4,80)	Syllidae (7,23)

Tabela 3. (cont.)

24/04/03	<i>Armandia</i> (90,1)	Glyceridae (28,56)	<i>Armandia</i> (26,90)	<i>Branchiostoma</i> (15,15)
	-	<i>Ninoe</i> (24,17)	<i>Strigila</i> (25,94)	<i>Laonice</i> (10,87)
	-	<i>Bulla</i> (14,30)	<i>Apoprionospio</i> (20,48)	<i>Neanthes</i> (8,41)
	-	Capitelidae (11,58)	Amphipoda 10 (12,27)	<i>Magelona</i> (7,98)
	-	<i>Terebellides</i> (8,89)	<i>Aedicira</i> (10,07)	Sillyidae (7,94)
29/04/03	<i>Armandia</i> (91,25)	<i>Ninoe</i> (67,45)	<i>Aedicira</i> (35,95)	<i>Neanthes</i> (15,23)
	-	Capitelidae (15,75)	Amphipoda 3 (23,21)	<i>Magelona</i> (14,38)
	-	<i>Parandalia</i> (4,4)	<i>Branchiostoma</i> (20,14)	Capitelidae (7,79)
	-	<i>Scoloplos</i> (3,59)	<i>Armandia</i> (7,84)	Ophiuroide (7,56)
	-	-	<i>Apoprionospio</i> (7,04)	<i>Laonice</i> (6,95)
06/05/03	<i>Armandia</i> (81,61)	<i>Ninoe</i> (43,03)	<i>Aedicira</i> (26,05)	<i>Branchiostoma</i> (19,70)
	Amphipoda 3 (16,65)	<i>Magelona</i> (17,59)	<i>Armandia</i> (19,43)	<i>Laonice</i> (14,26)
	-	Capitelidae (10,37)	<i>Strigila</i> (17,83)	Syllidae (14,36)
	-	Goniadiade (6,55)	<i>Branchiostoma</i> (12,09)	Amphipoda 10 (6,76)
	-	<i>Armandia</i> (3,60)	<i>Apoprionospio</i> (12,02)	<i>Magelona</i> (5,78)
12/09/03	<i>Armandia</i> (56,25)	<i>Magelona</i> (16,36)	Amphipoda 10 (29,74)	<i>Magelona</i> (15,48)
	<i>Scoelepis</i> (21,17)	<i>Ninoe</i> (14,85)	<i>Armandia</i> (16,32)	<i>Branchiostoma</i> (14,02)
	Amphipoda 3 (19,28)	Capitelidae (14,19)	<i>Branchiostoma</i> (13,74)	<i>Laonice</i> (10,03)
	-	<i>Terebellides</i> (13,97)	<i>Kalliapseudes</i> (9,86)	Syllidae (6,81)
	-	Amphipoda 3 (12,27)	<i>Apoprionospio</i> (7,93)	<i>Corbula</i> (6,51)
19/09/03	<i>Armandia</i> (47,9)	Capitelidae (18,38)	<i>Apoprionospio</i> (32,38)	<i>Branchiostoma</i> (13,46)
	<i>Scoelepis</i> (38,27)	<i>Magelona</i> (15,69)	<i>Kalliapseudes</i> (18,18)	<i>Magelona</i> (12,78)
	Amphipoda (13,35)	<i>Ninoe</i> (10,39)	Amphipoda 10 (15,17)	<i>Laonice</i> (12,70)
	-	<i>Apoprionospio</i> (9,14)	<i>Armandia</i> (12,67)	<i>Scoloplos</i> (6,50)
	-	<i>Terebellides</i> (8,46)	Amphipoda 3 (5,82)	Nemertea (6,25)
10/11/04	<i>Armandia</i> (73,45)	Goniadidae (17,21)	-	-
	<i>Kalliapseudes</i> (11,22)	<i>Magelona</i> (16,82)	-	-
	Amphipoda 3 (7,18)	<i>Bulla</i> (16,27)	-	-
	-	Capitelidae (9,47)	-	-
	-	<i>Scoloplos</i> (8,23)	-	-
18/11/04	<i>Armandia</i> (68,5)	Capitelidae (20,99)	-	-
	<i>Scoelepis</i> (26,28)	<i>Ninoe</i> (19,39)	-	-
	-	<i>Magelona</i> (19,04)	-	-
	-	<i>Scoloplos</i> (9,62)	-	-
	-	<i>Bulla</i> (7,95)	-	-

A fauna de nematóides apresentou características de dominância muito distintas da macrofauna. Foram encontrados dois gêneros com ampla distribuição, *Daptonema* e *Sabatieria*, presentes em todas as estações, freqüentemente com alta contribuição relativa. De forma geral não foram encontradas táxons com dominância expressiva em nenhum dos ambientes sedimentares estudados. Ao invés deste padrão, foi comum observar 4 a 5 táxons com contribuição relativa em torno de 10 a 15 % (Tabela 4).

Na planície exposta, o gênero *Tricotheristus* apresentou maior contribuição relativa em todas as datas amostrais, exceto no dia 19 de setembro. Os gêneros *Daptonema* e *Sabatieria* também foram freqüentemente encontrados entre as espécies com maior contribuição relativa. A planície abrigada apresentou dominância dos gêneros *Terschellingia* / *Gomphonema*; no entanto, outros gêneros também ocorreram com contribuição relativa expressiva (em torno de 10%) como *Daptonema* sp. e *Sabatieria* sp. (Tabela 4).

O sublitoral com ondulações apresentou associações dominadas pelos gêneros *Tricotheristus* (que também ocorreu na planície exposta) e *Gammanema*, gênero exclusivo deste ambiente. O sublitoral com megafauna não apresentou um padrão bem definido de dominância. Gêneros como *Theristus*, *Terschellingia*, *Microlaimus*, *Daptonema* e *Sabatieria* sp. foram comumente encontrados com contribuição relativa variando de 10 a 20% (Tabela 4).

Tabela 4. Gêneros de Nematoda com maior contribuição relativa em cada data, segundo análise SIMPER.

	PLAN EX	PLAN AB	SUB RIP	SUB MEG
07/02/03	<i>Tricotheristus</i> (17,04)	<i>Terschellingia</i> (12,39)	<i>Gammanema</i> (16,01)	<i>Daptonema</i> (12,34)
	<i>Daptonema</i> (14,53)	<i>Gomphonema</i> (11,99)	<i>Tricotheristus</i> (12,39)	<i>Microlaimus</i> (11,31)
	<i>Theristus</i> (14,33)	<i>Theristus</i> (11,57)	<i>Sabatieria</i> (10,96)	<i>Chromadora</i> (10,49)
	<i>Sabatieria</i> (12,04)	<i>Sabatieria</i> (10,59)	<i>Daptonema</i> (10,74)	<i>Sabatieria</i> (9,18)
	<i>Gomphonema</i> (12,04)	<i>Daptonema</i> (10,15)	<i>Comesa</i> (10,58)	<i>Terschellingia</i> (8,97)
13/02/03	<i>Tricotheristus</i> (21,23)	<i>Terschellingia</i> (16,54)	<i>Gammanema</i> (29,00)	<i>Theristus</i> (11,07)
	<i>Daptonema</i> (15,01)	<i>Gomphonema</i> (13,23)	<i>Comesa</i> (24,64)	<i>Terschellingia</i> (9,98)
	<i>Sabatieria</i> (12,62)	<i>Sigmophoranema</i> (11,38)	<i>Chromadora</i> (10,34)	<i>Sabatieria</i> (9,97)
	<i>Microlaimus</i> (12,62)	<i>Comesa</i> (10,62)	<i>Sabatieria</i> (7,60)	<i>Daptonema</i> (9,88)
	<i>Pselionema</i> (11,75)	<i>Daptonema</i> (10,61)	<i>Theristus</i> (7,08)	<i>Tricotheristus</i> (8,94)
20/02/03	<i>Tricotheristus</i> (14,89)	<i>Terschellingia</i> (12,22)	<i>Tricotheristus</i> (20,82)	<i>Pselionema</i> (22,63)
	<i>Daptonema</i> (12,95)	<i>Gomphonema</i> (11,27)	<i>Terschellingia</i> (17,51)	<i>Sabatieria</i> (21,76)
	<i>Sabatieria</i> (12,60)	<i>Theristus</i> (9,41)	<i>Daptonema</i> (17,51)	<i>Microlaimus</i> (21,76)
	<i>Cyatholaimus</i> (11,53)	<i>Comesa</i> (8,51)	<i>Theristus</i> (14,72)	<i>Theristus</i> (8,16)
	<i>Dichromadora</i> (10,90)	<i>Daptonema</i> (8,41)	<i>Microlaimus</i> (14,72)	<i>Tricotheristus</i> (7,52)
26/02/03	<i>Tricotheristus</i> (14,70)	<i>Sabatieria</i> (16,36)	<i>Sabatieria</i> (11,34)	<i>Sabatieria</i> (18,19)
	<i>Daptonema</i> (13,68)	<i>Terschellingia</i> (13,33)	<i>Metadesmolaimus</i> (10,24)	<i>Gammanema</i> (15,37)
	<i>Sabatieria</i> (13,45)	<i>Comesa</i> (12,04)	<i>Dichromadora</i> (10,24)	<i>Viscosia</i> (15,29)
	<i>Cyatholaimus</i> (10,03)	<i>Viscosia</i> (10,41)	<i>Metalinhomoeus</i> (9,79)	<i>Metadesmoleimus</i> (8,38)
	<i>Gomphonema</i> (8,66)	<i>Theristus</i> (8,75)	<i>Microlaimus</i> (9,26)	<i>Selachinematidae</i> (5,92)
24/04/03	<i>Tricotheristus</i> (23,08)	<i>Gomphonema</i> (11,27)	<i>Tricotheristus</i> (18,05)	<i>Sabatieria</i> (16,08)
	<i>Sabatieria</i> (19,83)	<i>Terschellingia</i> (12,22)	<i>Gammanema</i> (17,95)	<i>Terschellingia</i> (15,07)
	<i>Daptonema</i> (16,68)	<i>Theristus</i> (8,75)	<i>Sabatieria</i> (16,90)	<i>Daptonema</i> (14,81)
	<i>Microlaimus</i> (15,07)	<i>Daptonema</i> (8,41)	<i>Terschellingia</i> (16,34)	<i>Theristus</i> (13,78)
	<i>Theristus</i> (12,67)	<i>Sabatieria</i> (16,36)	<i>Microlaimus</i> (6,93)	<i>Metalinhomoeus</i> (10,41)
29/04/03	<i>Sabatieria</i> (15,11)	<i>Daptonema</i> (13,68)	<i>Daptonema</i> (13,70)	<i>Terschellingia</i> (21,19)
	<i>Daptonema</i> (14,75)	<i>Gomphonema</i> (13,63)	<i>Tricotheristus</i> (13,534)	<i>Daptonema</i> (18,62)
	<i>Tricotheristus</i> (13,84)	<i>Terschellingia</i> (11,96)	<i>Pselionema</i> (11,73)	<i>Theristus</i> (15,71)
	<i>Microlaimus</i> (12,27)	<i>Theristus</i> (10,55)	<i>Theristus</i> (11,52)	<i>Sabatieria</i> (13,61)
	<i>Halalaimus</i> (8,08)	<i>Sigmophoranema</i> (9,92)	<i>Sabatieria</i> (10,18)	<i>Sphaerolaimus</i> (11,10)
06/05/03	<i>Tricotheristus</i> (27,42)	<i>Gomphonema</i> (13,11)	<i>Sabatieria</i> (14,61)	<i>Terschellingia</i> (14,32)
	<i>Sabatieria</i> (23,09)	<i>Terschellingia</i> (12,78)	<i>Gammanema</i> (11,67)	<i>Sabatieria</i> (13,07)
	<i>Daptonema</i> (21,19)	<i>Theristus</i> (12,01)	<i>Terschellingia</i> (10,90)	<i>Daptonema</i> (12,10)
	<i>Terschellingia</i> (4,99)	<i>Daptonema</i> (9,09)	<i>Daptonema</i> (9,89)	<i>Theristus</i> (11,95)
	<i>Microlaimus</i> (4,89)	<i>Anticoma</i> (8,61)	<i>Theristus</i> (9,75)	<i>Microlaimus</i> (9,92)

Tabela 4. (cont.)

12/09/03	<i>Tricotheristus</i> (15,13)	<i>Theristus</i> (10,65)	<i>Tricotheristus</i> (15,12)	<i>Daptonema</i> (11,84)
	<i>Microloaimus</i> (10,91)	<i>Sabatieria</i> (9,68)	<i>Gammanema</i> (12,77)	<i>Theristus</i> (10,65)
	<i>Daptonema</i> (10,90)	<i>Microloaimus</i> (9,62)	<i>Sabatieria</i> (12,42)	<i>Sabatieria</i> (10,22)
	<i>Sabatieria</i> (10,00)	<i>Terschellingia</i> (9,57)	<i>Daptonema</i> (12,25)	<i>Terschellingia</i> (10,19)
	<i>Theristus</i> (7,88)	<i>Daptonema</i> (9,50)	<i>Theristus</i> (11,33)	<i>Microloaimus</i> (8,97)
19/09/03	<i>Sabatieria</i> (18,48)	<i>Terschellingia</i> (11,72)	<i>Sabatieria</i> (12,42)	<i>Daptonema</i> (16,27)
	<i>Microloaimus</i> (18,48)	<i>Daptonema</i> (9,07)	<i>Theristus</i> (8,58)	<i>Terschellingia</i> (16,03)
	<i>Theristus</i> (16,80)	<i>Gomphonema</i> (8,85)	<i>Pselionema</i> (11,73)	<i>Sabatieria</i> (15,02)
	<i>Terschellingia</i> (16,29)	<i>Theristus</i> (8,58)	<i>Microloaimus</i> (9,62)	<i>Theristus</i> (12,88)
	<i>Tricotheristus</i> (6,45)	<i>Sabatieria</i> (8,44)	<i>Dichromadora</i> (10,24)	<i>Microloaimus</i> (12,36)

Variação da fauna nos distintos ambientes sedimentares

Neste trabalho foram coletadas 439 amostras de sedimento para a análise da macrofauna e 104 para a análise da meiofauna. Foram registrados 11031 indivíduos pertencentes a 176 táxons na macrofauna e 19599 pertencentes a 93 táxons da meiofauna, dos quais 16412 nematóides.

A macrofauna variou significativamente entre as quatro estações (Tabela 05). As estações com sedimento estruturalmente mais complexo e maior grau de compactação (planície abrigada e sublitoral com megafauna) apresentaram maiores valores de riqueza específica e diversidade de Shannon (Fig. 8). Este resultado corrobora a primeira hipótese do trabalho. O número total de indivíduos não seguiu o mesmo padrão, sendo significativamente maior na planície exposta e sublitoral com megafauna do que nos demais ambientes (Fig. 8 e Tabela 05).

A riqueza e abundância da meiofauna diferenciaram significativamente a planície abrigada das demais estações (Fig. 8 e Tabela 5). O índice de Shannon variou significativamente entre o agrupamento formado pela planície exposta e o sublitoral com megafauna em relação ao agrupamento da planície abrigada e o sublitoral com ondulações (Fig. 8). A riqueza específica dos nematóides não apresentou variação significativa na ANOVA. A abundância e a diversidade variaram significativamente entre estações. A planície abrigada apresentou maior número de indivíduos e a planície exposta menor índice de diversidade (Fig. 8 e Tabela 05).

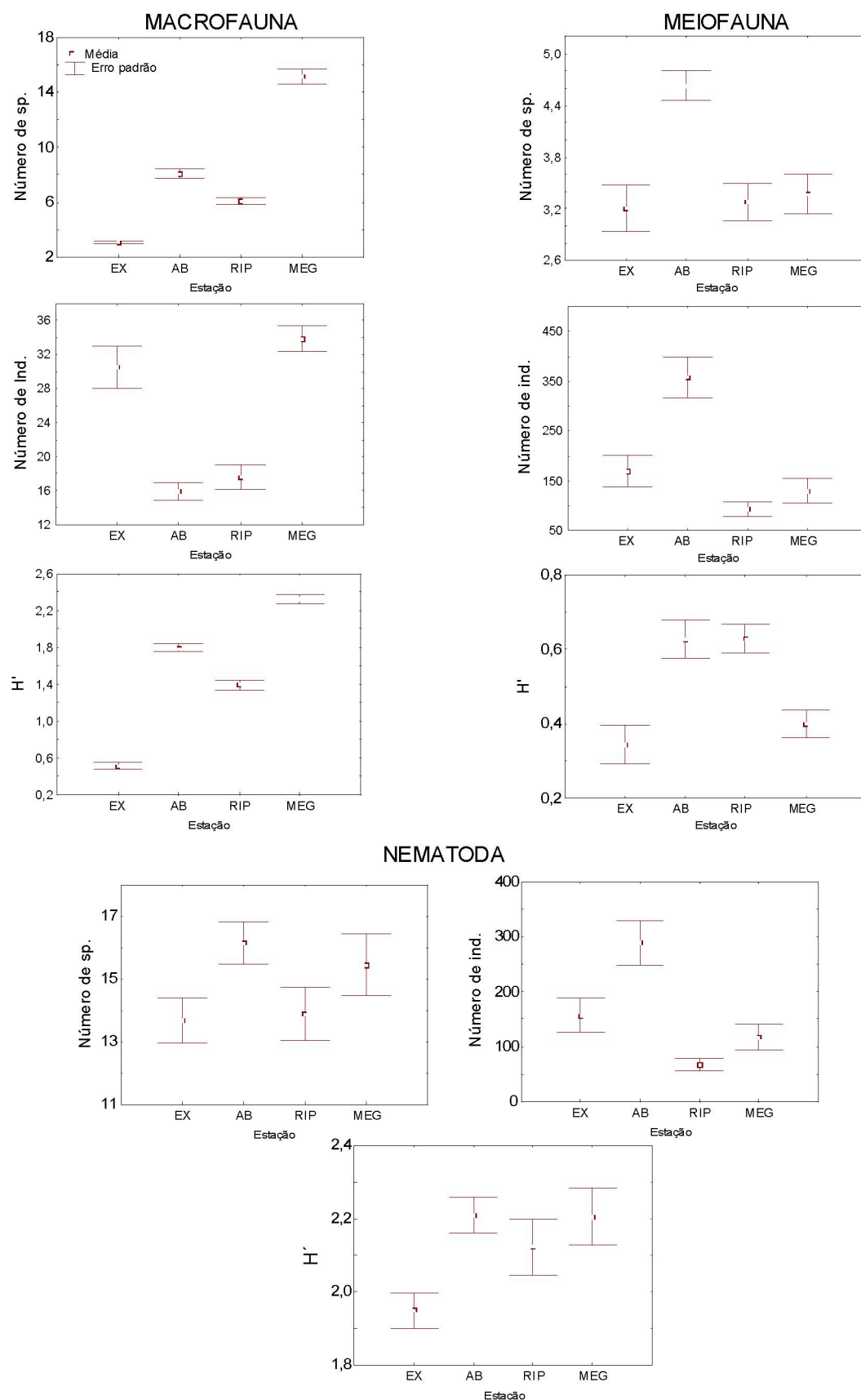


Fig. 8. Média e erro padrão do número de espécies, número de indivíduos e o índice de diversidade de Shannon da macrofauna, meiofauna e gêneros de Nematoda, nas estações amostrais (EX – Planície exposta; AB – Planície abrigada; RIP – sublitoral com ondulações; MEG – sublitoral com megafauna) considerando todas as amostras coletadas neste estudo.

Tabela 05. Resultados da análise da variância e teste post-hoc de Tukey das estações amostrais (EX – Planície exposta; AB – Planície abrigada; RIP – sublitoral com ondulações; MEG – sublitoral com megafauna) utilizando-se o número de espécies, o número de indivíduos e o índice de diversidade de Shannon de todas as amostras coletadas neste estudo

	Macrofauna		Meiofauna		Nematoda	
	p	Post-hoc	p	Post-hoc	p	Post-hoc
Número de sp.	< 0,001	EX ≠ AB ≠ RIP ≠ MEG	< 0,001	AB ≠ EX = MEG = RIP	0,1	-
Número de ind.	< 0,001	EX = MEG ≠ AB = RIP	< 0,001	AB ≠ EX = MEG = RIP	< 0,001	AB ≠ EX = MEG = RIP
H'	< 0,001	EX ≠ AB ≠ RIP ≠ MEG	< 0,001	AB = RIP ≠ MEG = EX	0,02	EX ≠ AB = RIP = MEG

Tendências de variabilidade espacial entre as estações

Os padrões de similaridade entre as estações mostraram alta especificidade entre a macrofauna e o ambiente sedimentar inclusive após as perturbações (Fig. 9). Em todas as comparações não houve variações significativas ($p < 0,05$) em nenhum caso (Tabela 6). Os grandes grupos da meiofauna não mostraram um padrão consistente entre os táxons e as estações, ou seja, não foram identificados agrupamentos recorrentes nos MDS (Fig. 10). A ANOSIM mostrou padrões de significância não relacionados às perturbações (Tabela 06)

Para a matriz de gêneros de Nematoda, a ANOSIM (Tabela 06) mostrou que após dois eventos de perturbação (26/02/03 e 19/09/03) houve uma redução do R global e conseqüentemente não foram detectadas diferenças significativas entre as estações. O MDS mostrou que nas datas pós perturbações, referidas anteriormente, as réplicas de estações diferentes estavam próximas indicando uma similaridade entre a fauna (Fig. 11).

Tabela 06. Resultados da ANOSIM (R Global) comparando as quatro estações amostrais em cada data, para macrofauna, meiofauna e Nematoda. Diferenças significativas ($p < 0,05$) estão destacadas em negrito.

	Macrofauna		Meiofauna		Nematoda	
	R Global	p	R Global	p	R Global	p
07/02 (pré-perturbação)	0,91	0,001	0,47	0,01	0,62	0,001
13/02 (pré-perturbação)	0,97	0,001	0,05	0,36	0,38	0,01
20/02 (pré-perturbação)	0,48	0,001	0,56	0,01	0,61	0,001
26/02 (pós-perturbação)	0,82	0,001	0,21	0,13	0,26	0,08
24/04 (pré-perturbação)	0,78	0,001	0,32	0,06	0,44	0,001
29/04 (pré-perturbação)	0,93	0,001	0,31	0,06	0,33	0,001
06/05 (pós-perturbação)	0,84	0,001	0,49	0,001	0,69	0,001
12/09 (pré-perturbação)	0,90	0,001	0,57	0,001	0,48	0,001
19/09 (pós-perturbação)	0,98	0,001	0,31	0,06	0,17	0,1
10/11 (pré-perturbação)	1	0,001	-	-	-	-
18/11 (pós-perturbação)	1	0,001	-	-	-	-

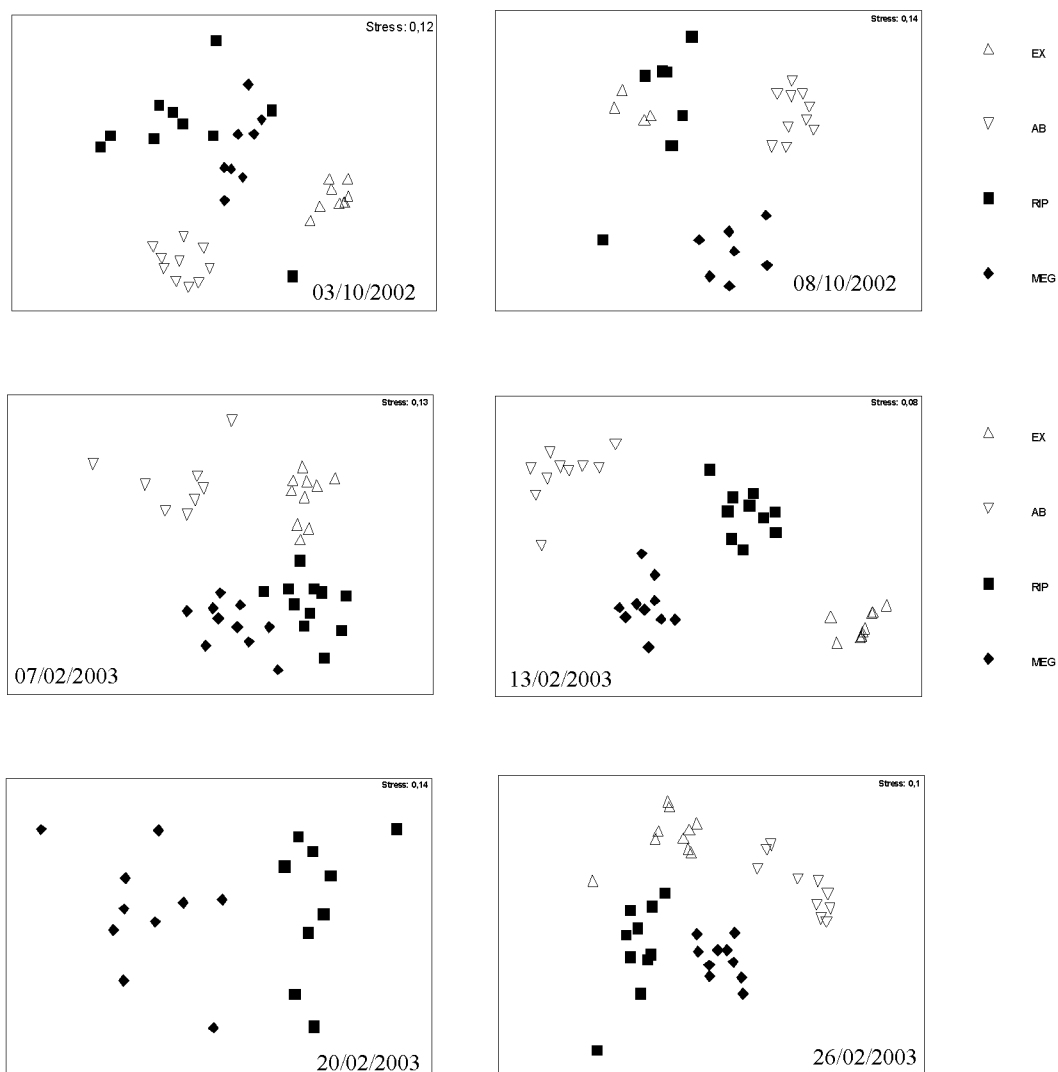
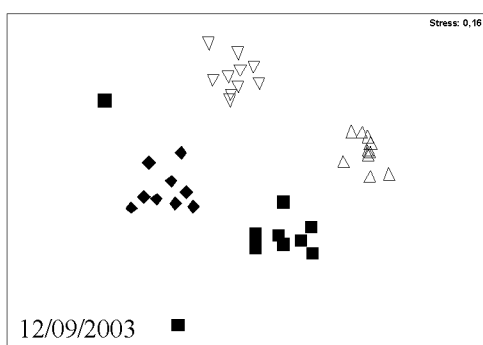
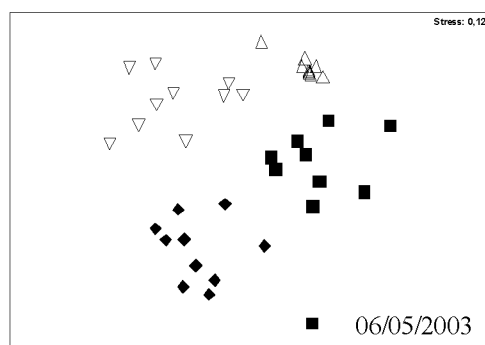
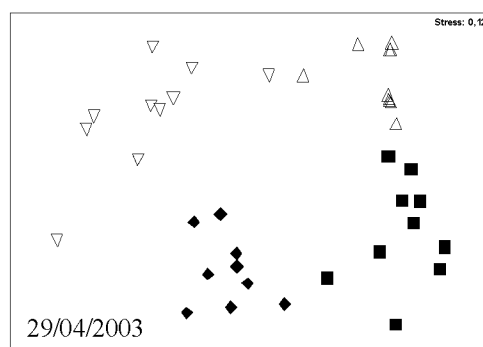
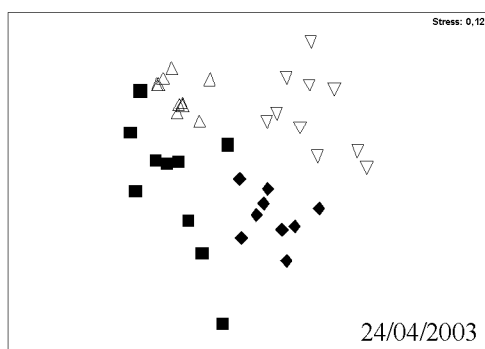


Fig. 9. Relação entre as réplicas da macrofauna em cada data amostral avaliada pela análise de proximidade MDS.



△ EX
▽ AB
■ RIP
◆ MEG

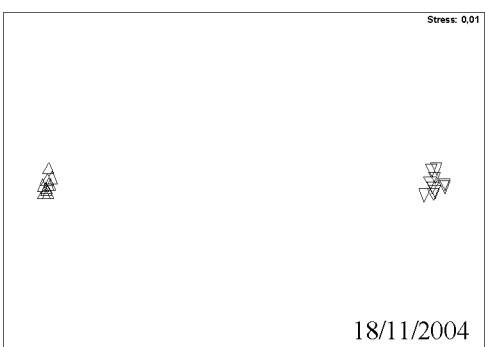
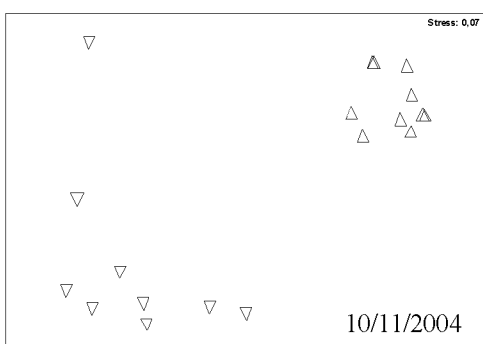
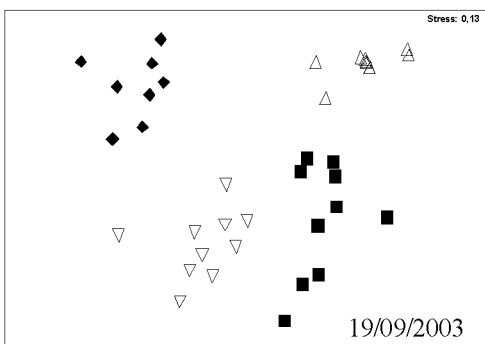


Fig. 9 (cont.) Relação entre as réplicas em cada data amostral avaliada pela análise de proximidade MDS.

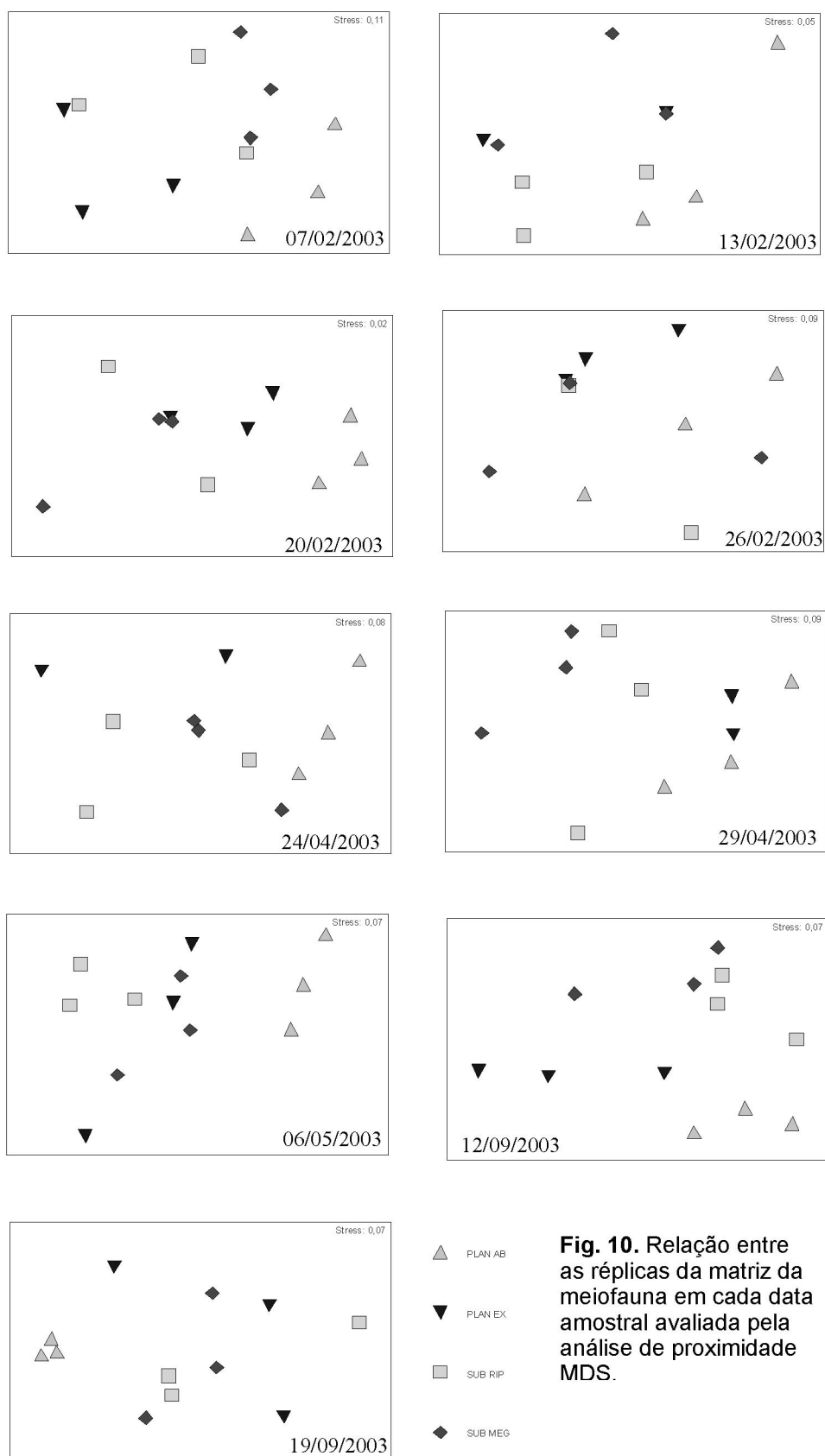


Fig. 10. Relação entre as réplicas da matriz da meiofauna em cada data amostral avaliada pela análise de proximidade MDS.

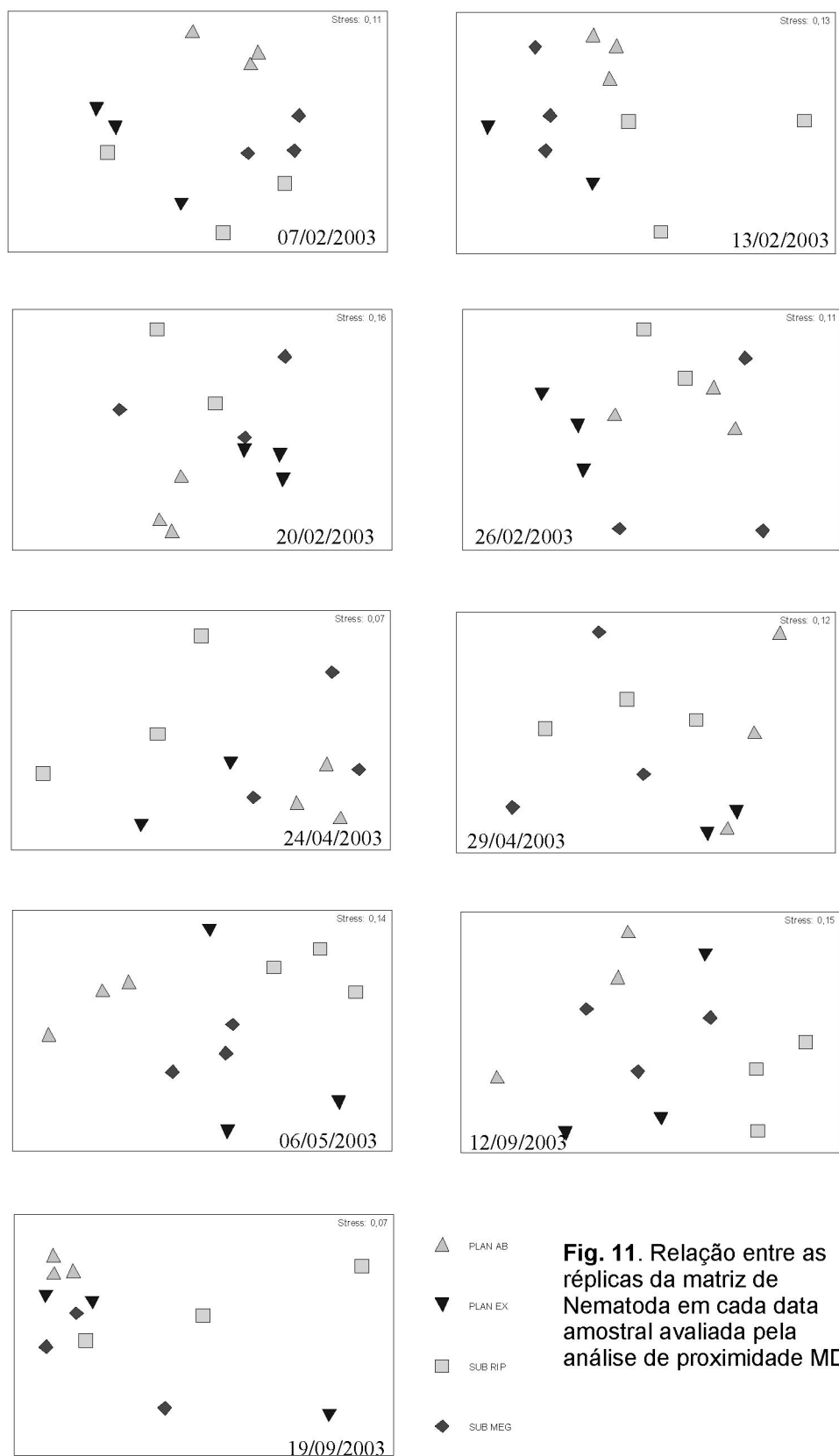


Fig. 11. Relação entre as réplicas da matriz de Nematoda em cada data amostral avaliada pela análise de proximidade MDS.

Variação temporal da fauna nos experimentos

Macrofauna

Na planície exposta foram encontradas em média três espécies e trinta e quatro indivíduos por amostra. A média do índice de diversidade de Shannon foi de 0,52. Os resultados da ANOVA dos descritores ecológicos mostraram diferenças significativas apenas na abundância no experimento 3 (Tabela 07, Fig 12).

A média de espécies encontradas na planície abrigada foi de aproximadamente 8 por amostra com 17 indivíduos e um índice de diversidade médio de 1,8. Foram encontradas diferenças significativas no número de espécies e índice de diversidade de Shannon no experimento 2 (Tabela 07, Fig. 13). O teste de Tukey não identificou a diferença entre grupos.

No sublitoral com ondulações foram encontradas 5,6 espécies e 16 indivíduos em média por amostra. O índice de diversidade médio foi de 1,29. Diferenças significativas ocorreram nos experimentos 1 e 2 no número de espécies e número de indivíduos respectivamente. O teste de Tukey identificou diferenças entre o dia 13 e as demais datas no mês de fevereiro no experimento 1 (Fig. 14, Tabela 07). No experimento 2, o dia 24 de abril foi significativamente menor que os dias 29 de abril e seis de maio.

No sublitoral com megafauna foram encontradas em média 14 espécies e 34 indivíduos por amostra. O índice de diversidade médio foi de 2,16, o mais alto de todas as estações. Foram encontradas diferenças significativas no experimento 1 no número de espécies e diversidade de Shannon, porém, o teste de Tukey não separou os grupos (Fig. 15, Tabela 07).

MACROFAUNA

PLAN EX

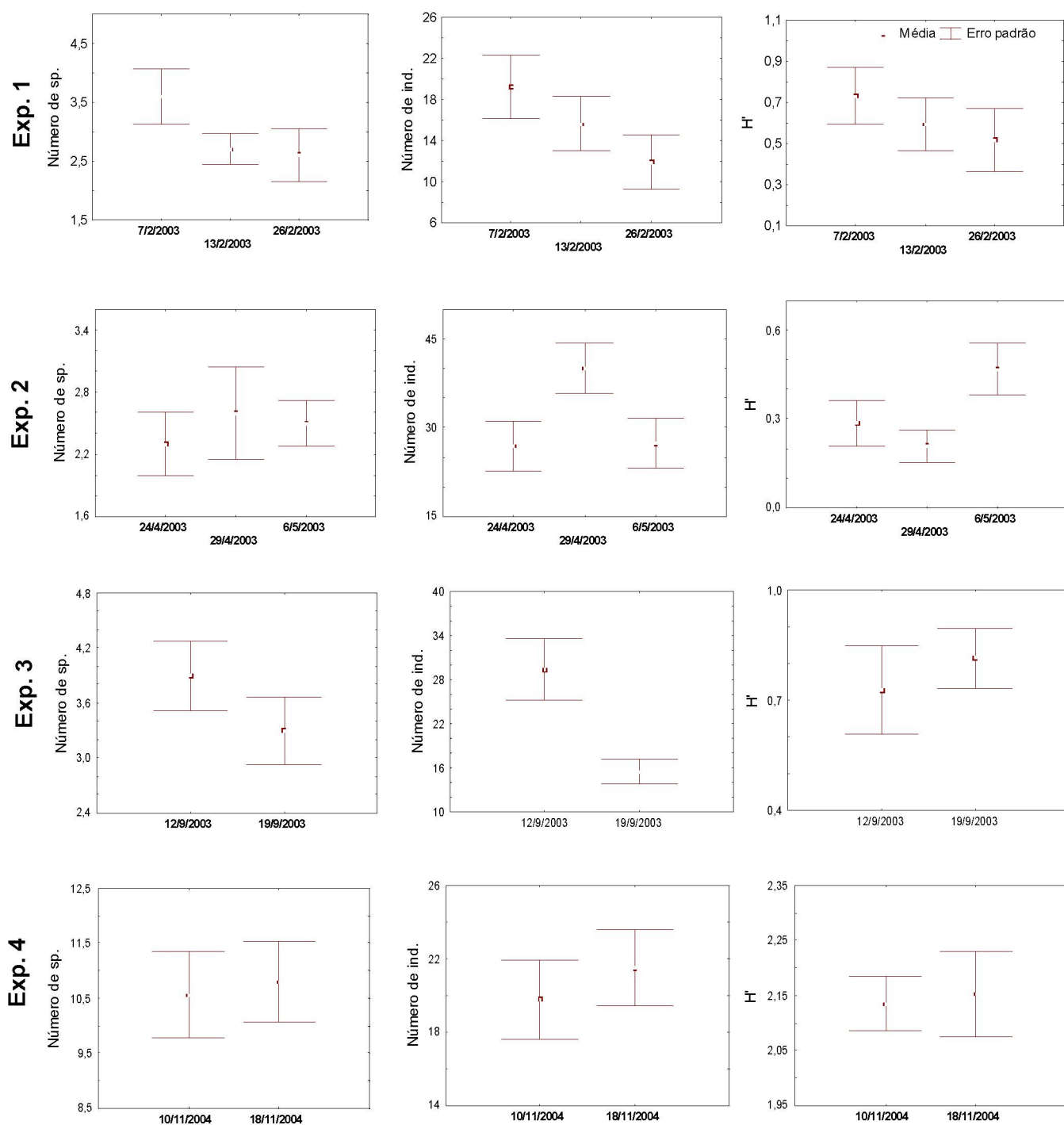


Fig. 12. Média e erro padrão do número de espécies, número de indivíduos e índice de diversidade de Shannon da macrofauna nas datas amostrais na planície exposta.

MACROFAUNA

PLAN AB

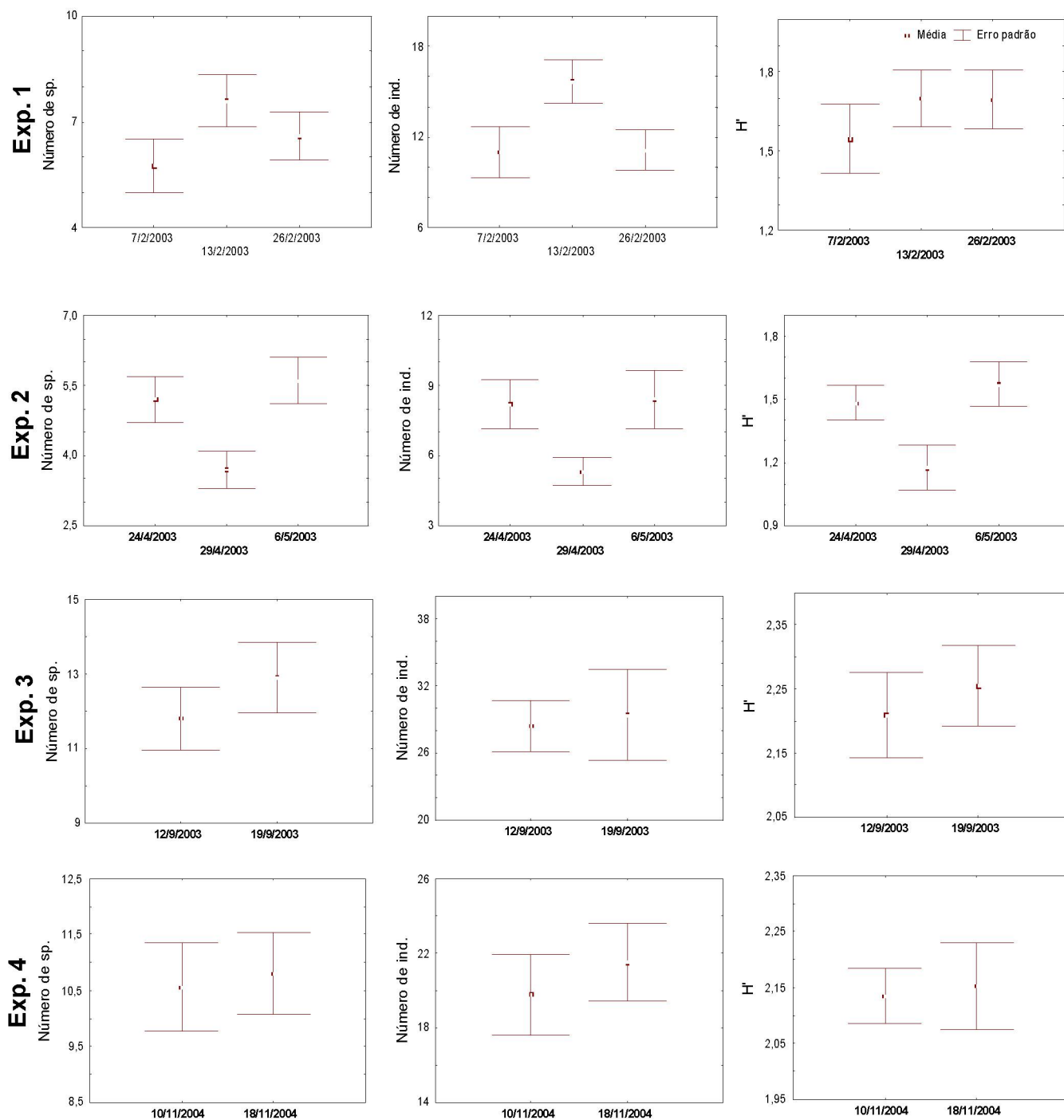


Fig. 13. Média e erro padrão do número de espécies, número de indivíduos e índice de diversidade de Shannon da macrofauna nas datas amostrais na planície abrigada.

MACROFAUNA

SUB RIP

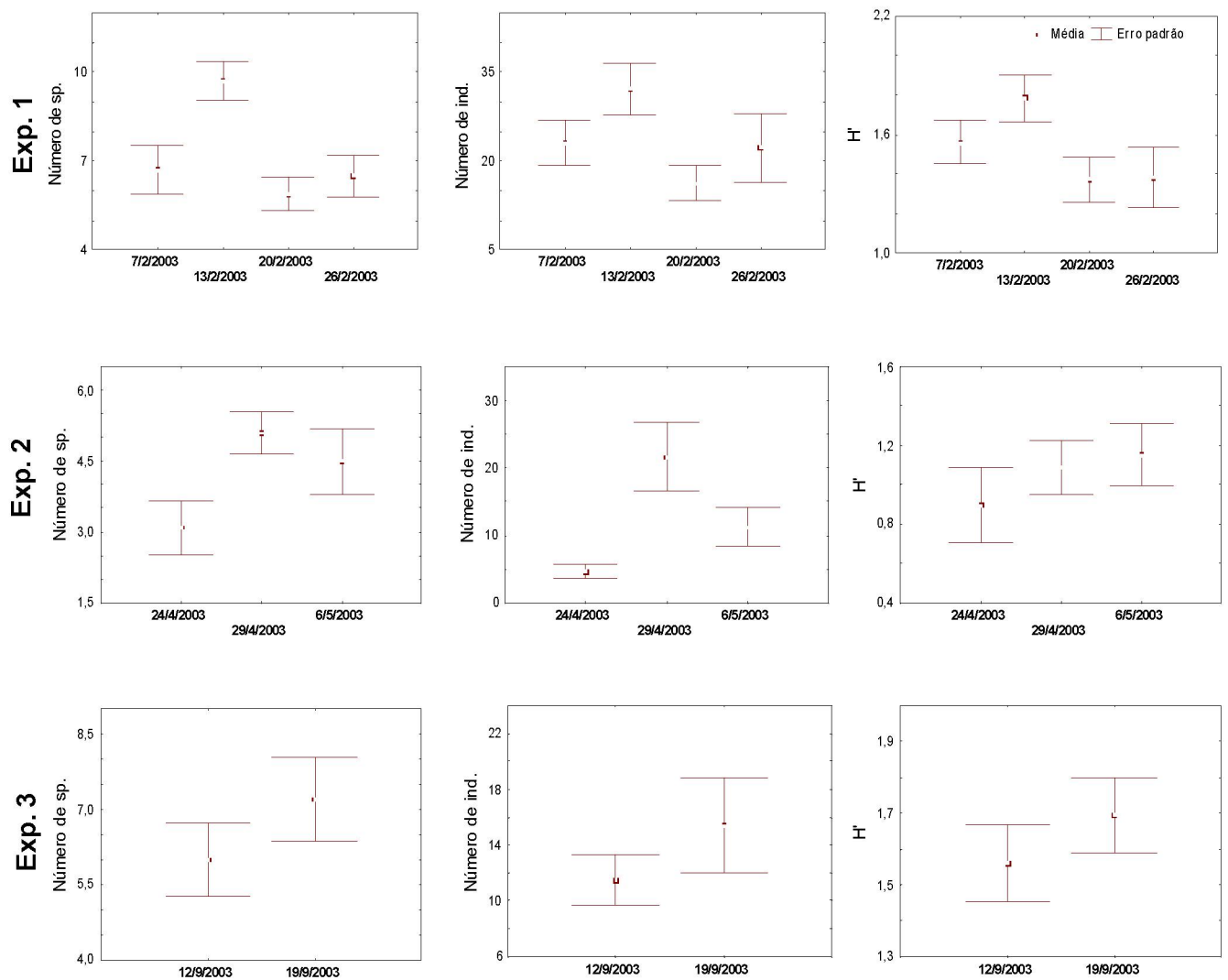


Fig. 14. Média e erro padrão do número de espécies, número de indivíduos e índice de diversidade de Shannon da macrofauna nas datas amostrais no sublitoral com ondulações.

MACROFAUNA

SUB MEG

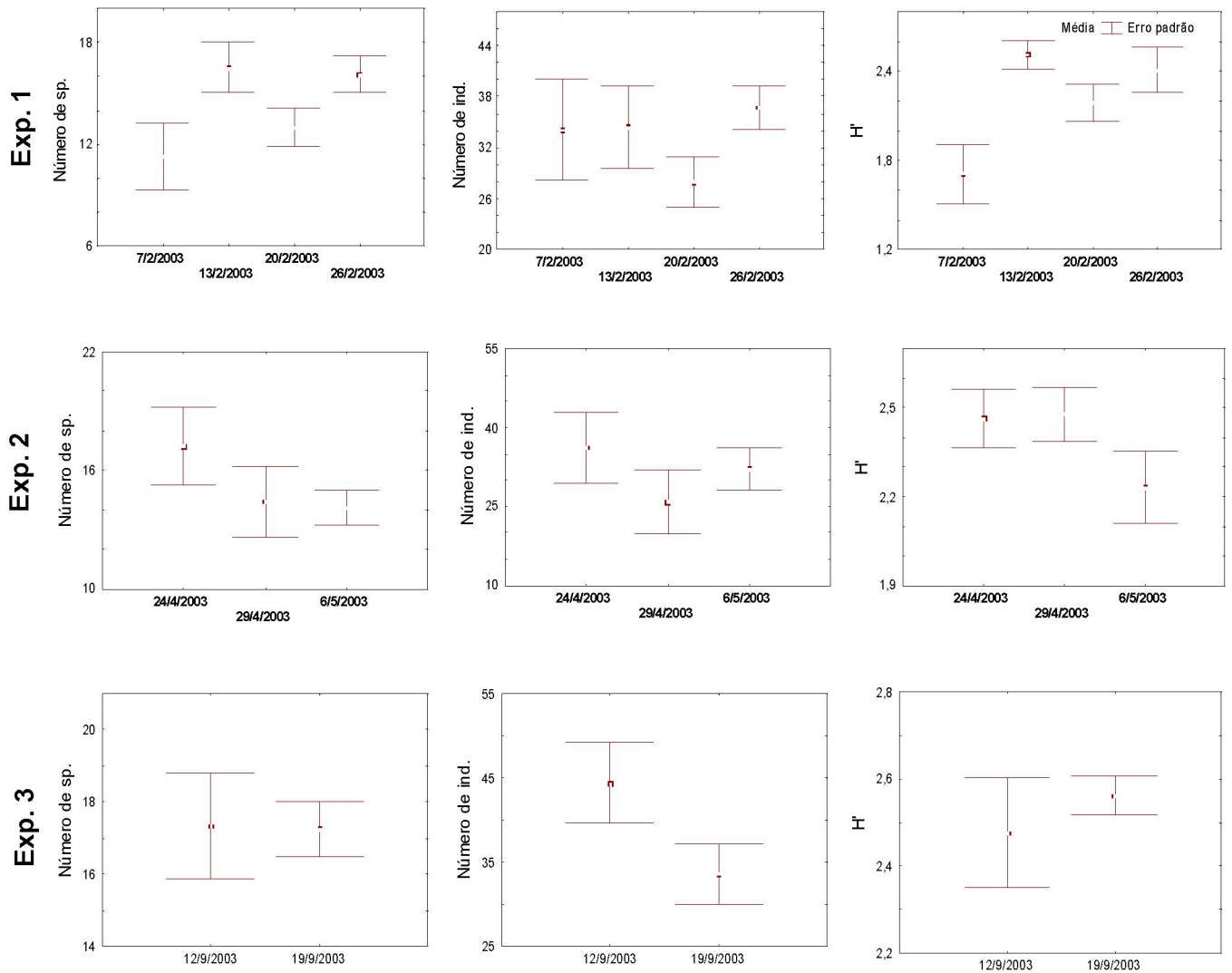


Fig. 15. Média e erro padrão do número de espécies, número de indivíduos e índice de diversidade de Shannon da macrofauna nas datas amostrais no sublitoral com megafauna.

Tabela 07. Resultados da análise da variância (experimentos 1 e 2) e teste t (experimentos 3 e 4). Valores significativos de p são mostrados em negrito acompanhados do teste post-hoc de Tukey (somente para ANOVA). Asteriscos denotam situações em que o teste post-hoc não diferenciou grupos de estações.

Exp.		Nº de sp.		Nº de ind.		H'	
		p	post-hoc	p	post-hoc	p	post-hoc
EX	1	0,18		0,20		0,55	
	2	0,82		0,06		0,06	
	3	0,27		0,01		0,55	
	4	0,82		0,57		0,85	
AB	1	0,22		0,05		0,59	
	2	0,02	*	0,06		0,02	*
	3	0,40		0,83		0,63	
	4	0,82		0,57		0,85	
RIP	1	0,00	13/2 > 7/2=20/2=26/2	0,11		0,09	
	2	0,06		0,01	24/4 < 29/4 = 6/5	0,52	
	3	0,29		0,33		0,38	
MEG	1	0,05	*	0,53		0,00	*
	2	0,32		0,44		0,19	
	3	0,96		0,10		0,55	

Meiofauna

Na planície exposta foram encontradas em média três grupos meiofaunais e 170 indivíduos por amostra. A média do índice de diversidade de Shannon foi de 0,34. A ANOVA evidenciou diferenças significativas apenas nos dados de abundância no experimento 2. O teste de Tukey mostrou que a abundância no dia 29 de abril foi maior do que nos dias 24 de abril e 6 de maio (Fig. 16, Tabela 08). A

média do número de grupos na planície abrigada foi de aproximadamente 4,6 com 358 indivíduos e um índice de diversidade médio de 0,62. A única diferença significativa encontrada foi no experimento 1 em relação à abundância, porém, o teste de Tukey não identificou agrupamentos distintos (Fig. 17).

No sublitoral com ondulações foram encontrados 3,2 grupos meiofaunais em média e 93 indivíduos por amostra. O índice de diversidade médio foi de 0,62. Não foram registradas diferenças significativas nos três parâmetros analisados (Fig. 18, Tabela 08). Em média foram encontrados 3,3 grupos meiofaunais e 130 indivíduos por amostra no sublitoral com megafauna. O índice de diversidade médio foi de 0,4 (Fig. 19). Foram identificadas diferenças significativas no número de espécies e na diversidade de Shannon no experimento 1, sendo o dia 20 diferente das demais datas no mês de fevereiro em relação ao número de espécies.

MEIOFAUNA

PLAN EX

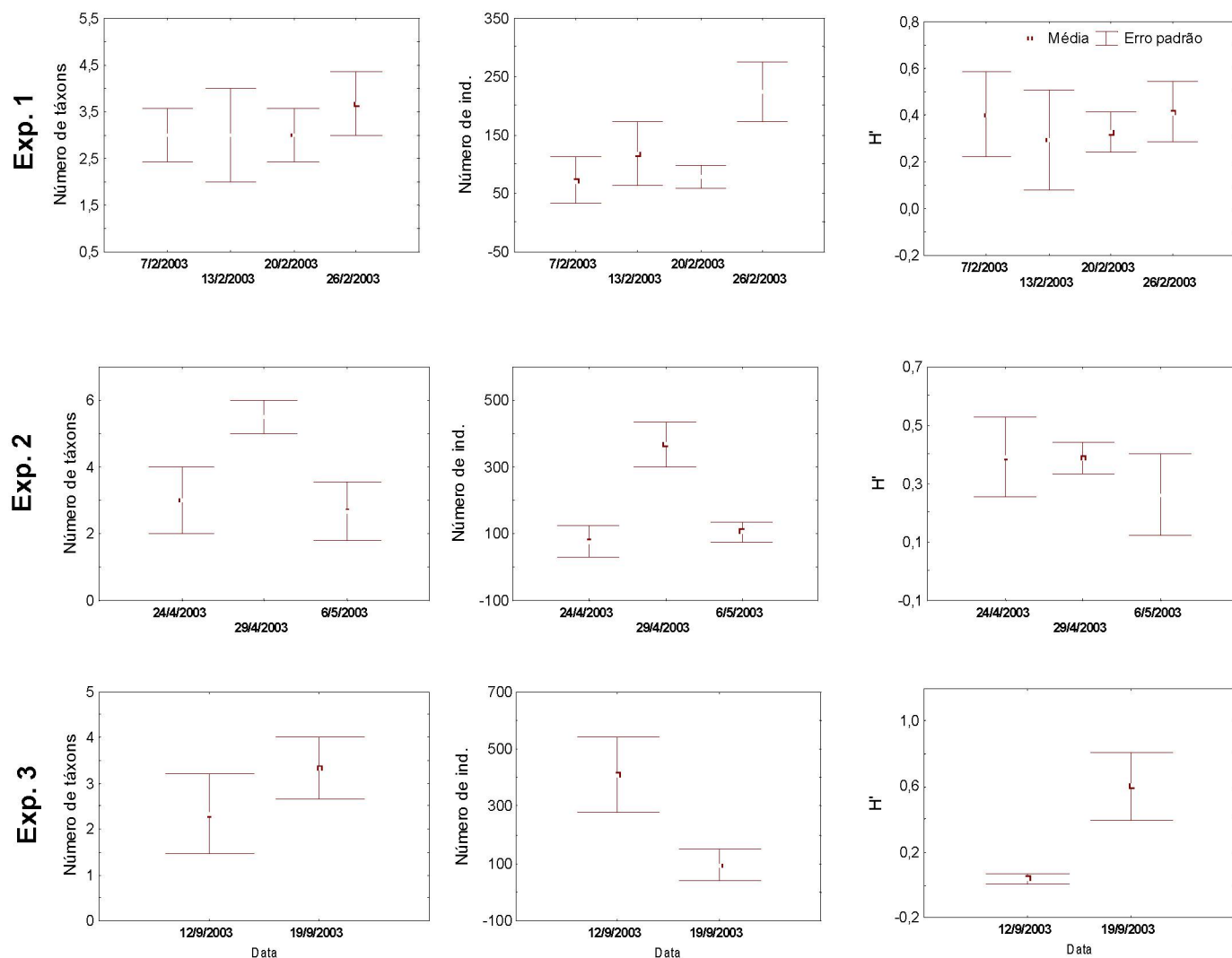


Fig. 16. Média e erro padrão do número de espécies, número de indivíduos e índice de diversidade de Shannon da meiofauna nas datas amostrais na planície exposta.

MEIOFAUNA

PLANAB

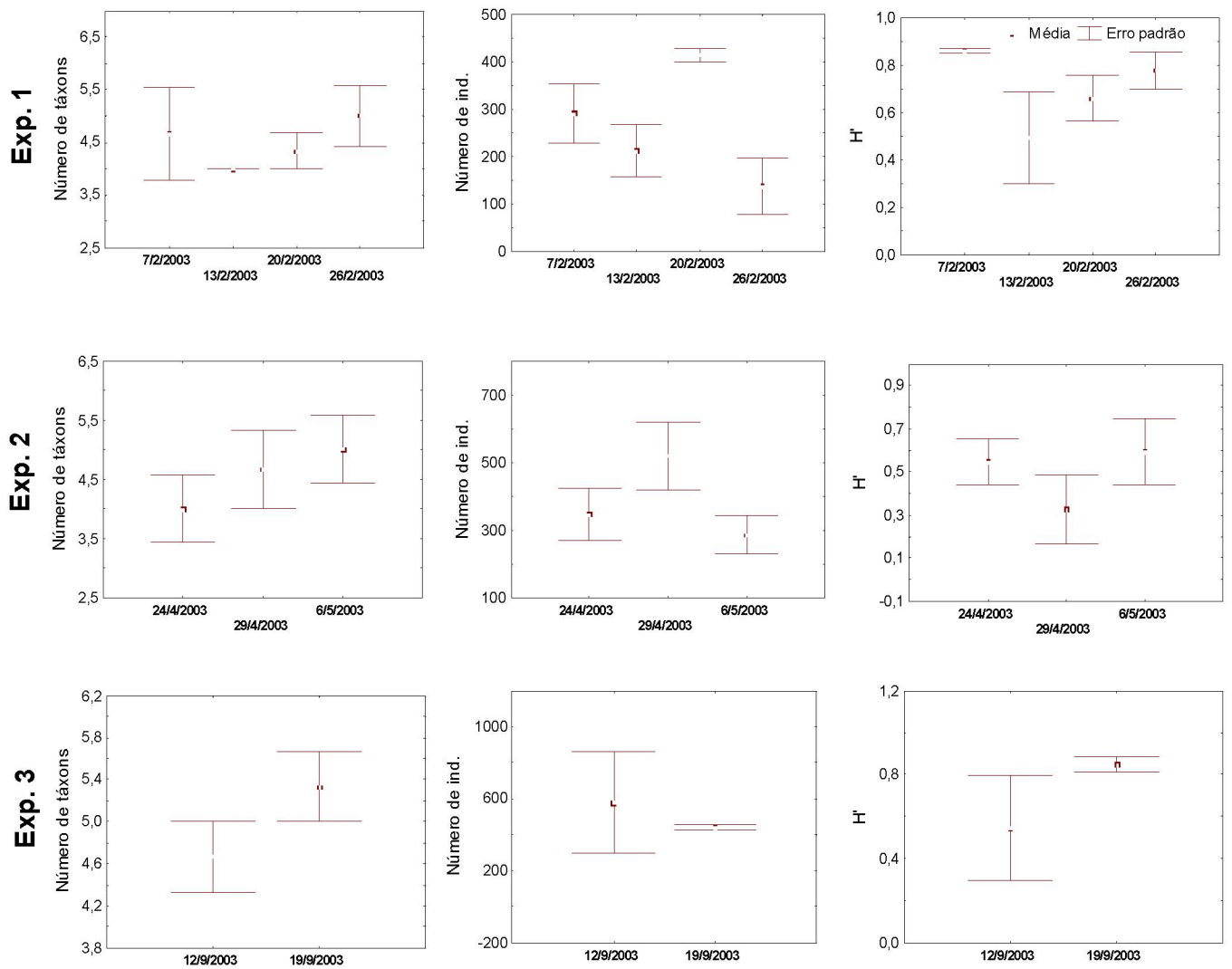


Fig. 17. Média e erro padrão do número de espécies, número de indivíduos e índice de diversidade de Shannon da meiofauna nas datas amostrais na planície abrigada.

MEIOFAUNA SUB RIP

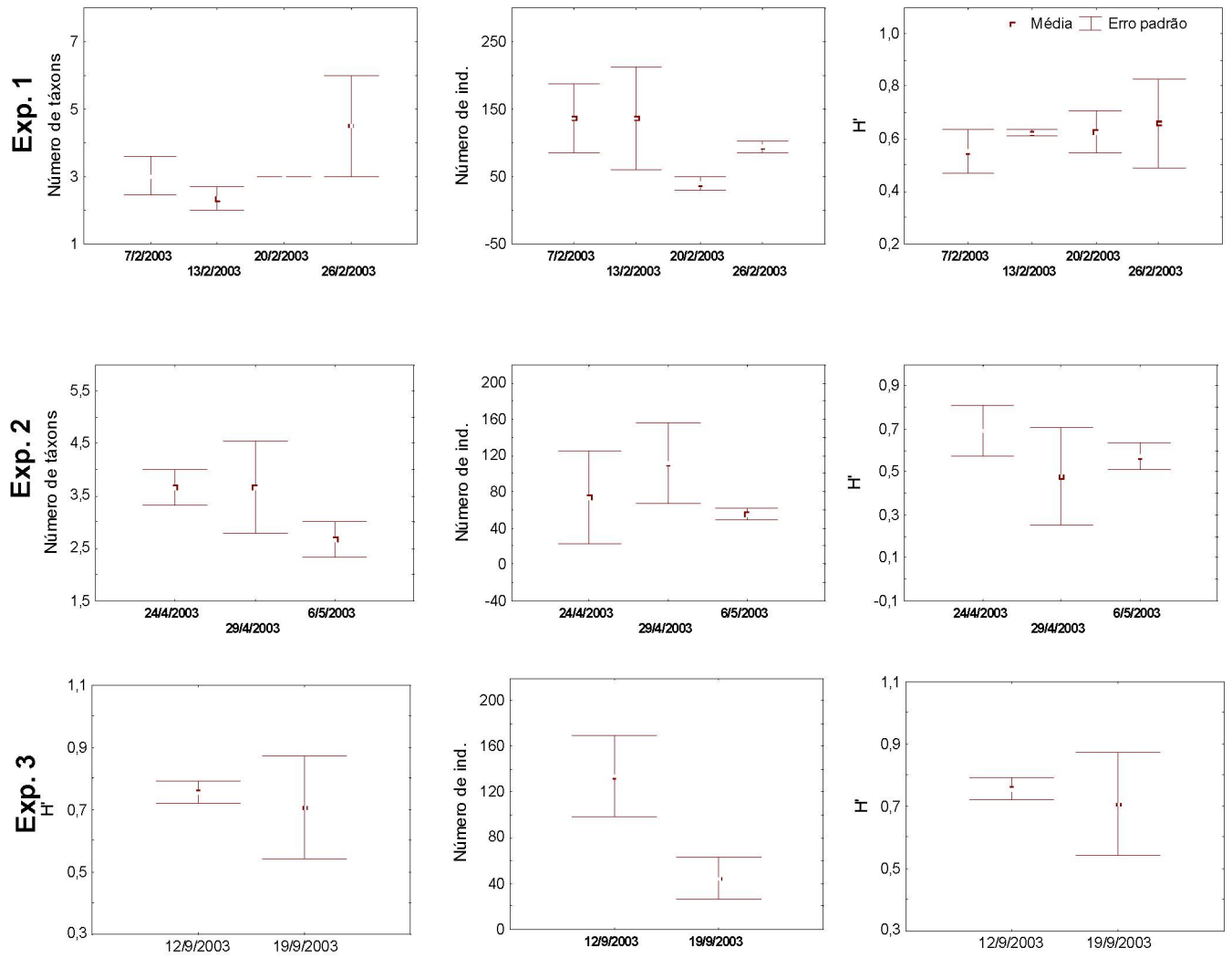


Fig. 18. Média e erro padrão do número de espécies, número de indivíduos e índice de diversidade de Shannon da meiofauna nas datas amostrais no sublitoral com ondulações.

MEIOFAUNA SUBMEG

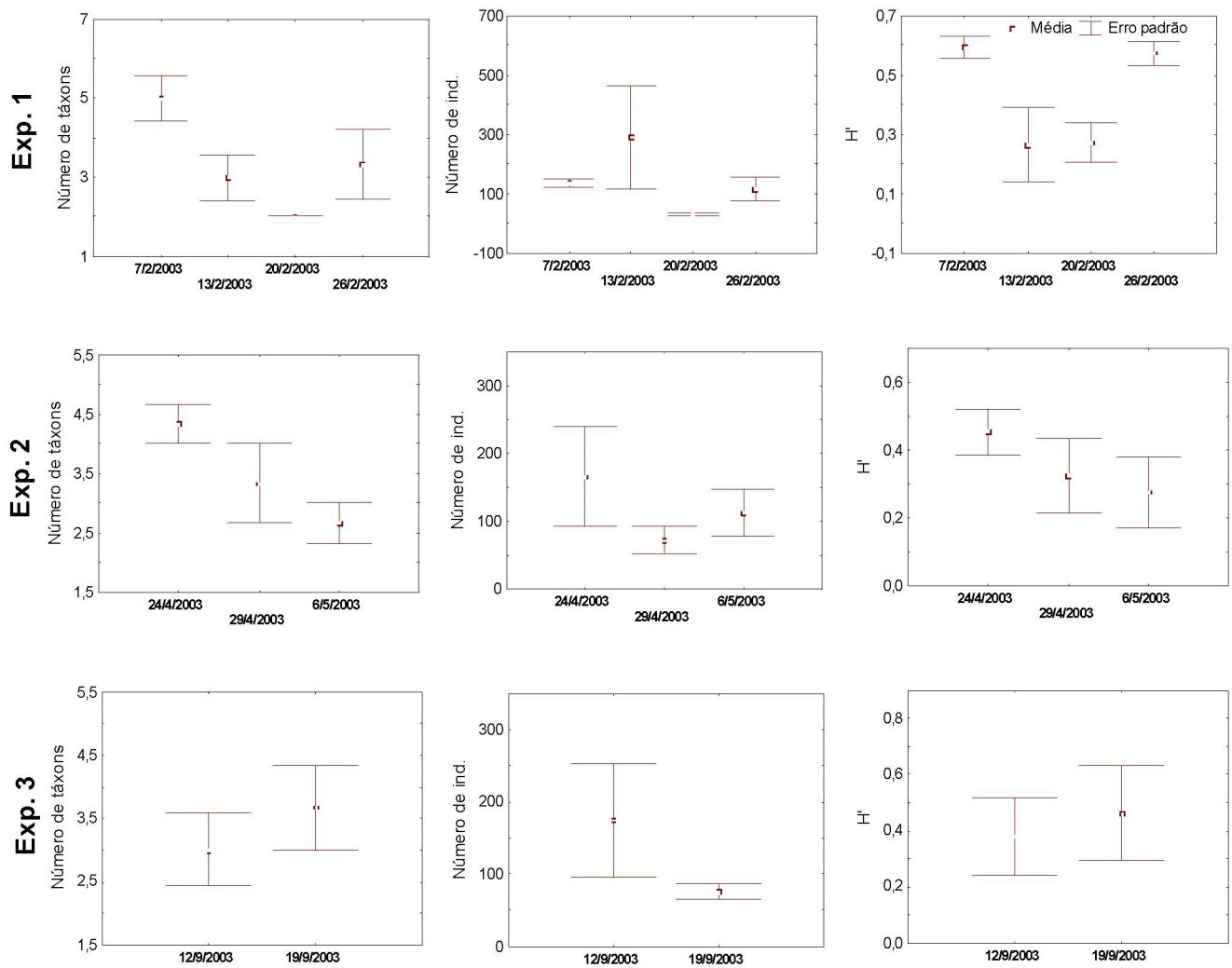


Fig. 19. Média e erro padrão do número de táxons, número de indivíduos e índice de diversidade de Shannon da meiofauna nas datas amostrais no sublitoral com megafauna.

Tabela 08. Resultados da análise da variância (experimentos 1 e 2) e teste t (experimento 3) para os grandes grupos da meiofauna. Valores significativos de p são mostrados em negrito acompanhados do teste post-hoc de Tukey (somente para ANOVA). Asteriscos denotam situações em que o teste post-hoc não diferenciou grupos de estações.

	Exp.	Nº de sp.		Nº de ind.		H'	
		p	post-hoc	p	post-hoc	p	post-hoc
EX	1	0,85		0,10		0,94	
	2	0,16		0,02	29/4 > 24/4 = 6/5	0,72	
	3	0,42		0,09		0,05	
AB	1	0,63		0,03	*	0,20	
	2	0,53		0,18		0,41	
	3	0,23		0,65		0,30	
RIP	1	0,29		0,65		0,84	
	2	0,42		0,61		0,64	
	3	0,74		0,09		0,78	
MEG	1	0,04	20/2 < 7/2 = 13/2 = 26/2	0,30		0,02	*
	2	0,12		0,44		0,45	
	3	0,49		0,28		0,72	

Nematoda

Na planície exposta foram encontrados em média 13,66 gêneros por amostra e 156 indivíduos. A média do índice de diversidade de Shannon foi de 1,94. Houve diferença significativa nos dados de abundância no experimento 2 (Fig. 20, Tabela 09). O teste de Tukey diferenciou o dia 29 de abril dos dias 24 de abril e 6 de maio. A média do número de gêneros planície abrigada foi de 16,14 com 289 indivíduos e um índice de diversidade médio de 2,2. Não foram identificadas diferenças significativas nos experimentos (Fig. 21, Tabela 09).

Foram encontrados em média 13,88 gêneros e 67 indivíduos por amostra no sublitoral com ondulações. O índice de diversidade médio foi de 2,12. Foram

identificadas diferenças significativas no número de indivíduos no experimento 2 (Fig. 22, Tabela). Em média foram encontrados 15,44 gêneros e 170 indivíduos por amostra no sublitoral com megafauna. O índice de diversidade médio foi de 2,2. Foi identificada diferença significativa no experimento 3 em relação ao número de espécies (Fig. 23, Tabela 09).

NEMATODA

PLAN EX

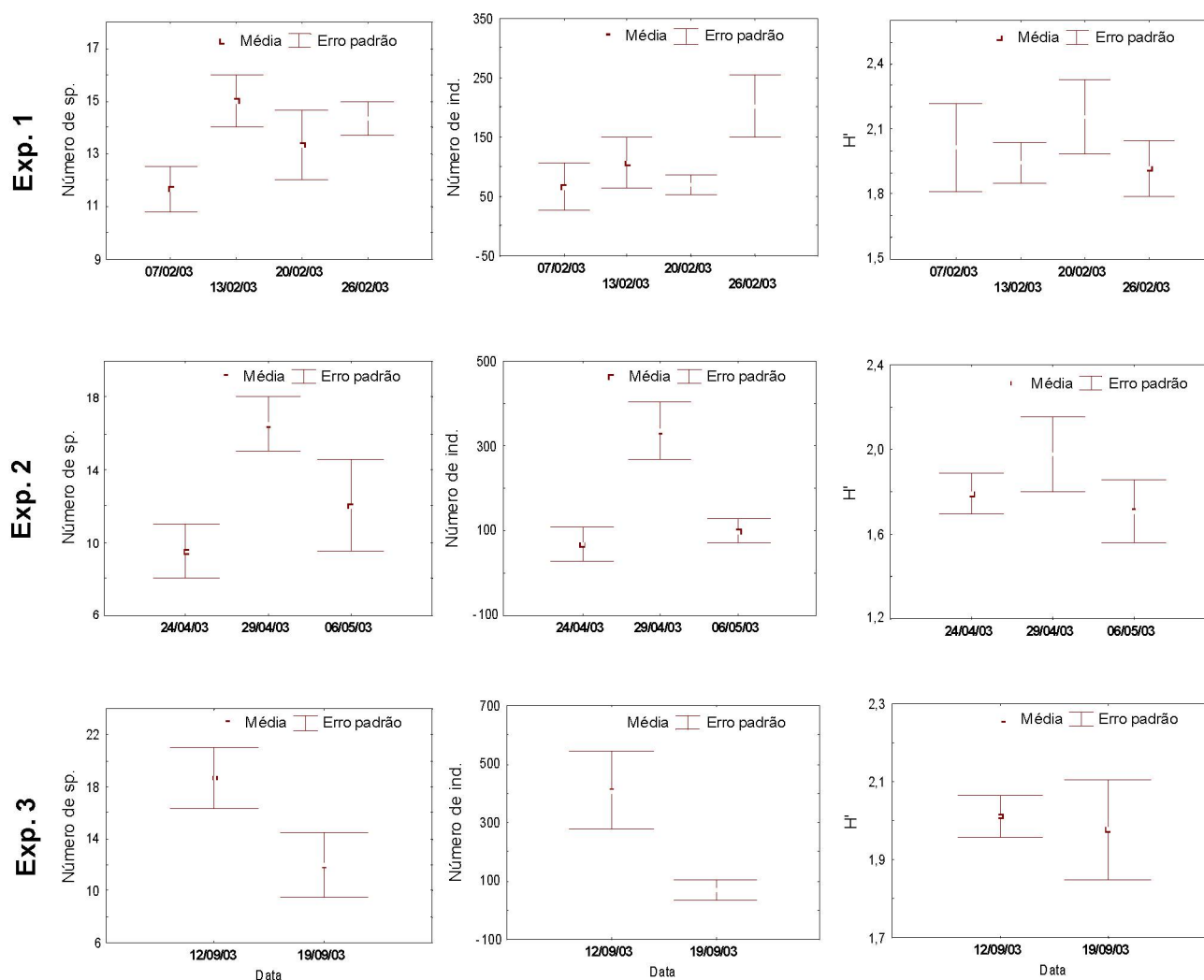


Fig. 20. Média e erro padrão do número de espécies, número de indivíduos e índice de diversidade de Shannon dos gêneros de Nematoda nas datas amostrais na planície exposta.

NEMATODA

PLAN AB

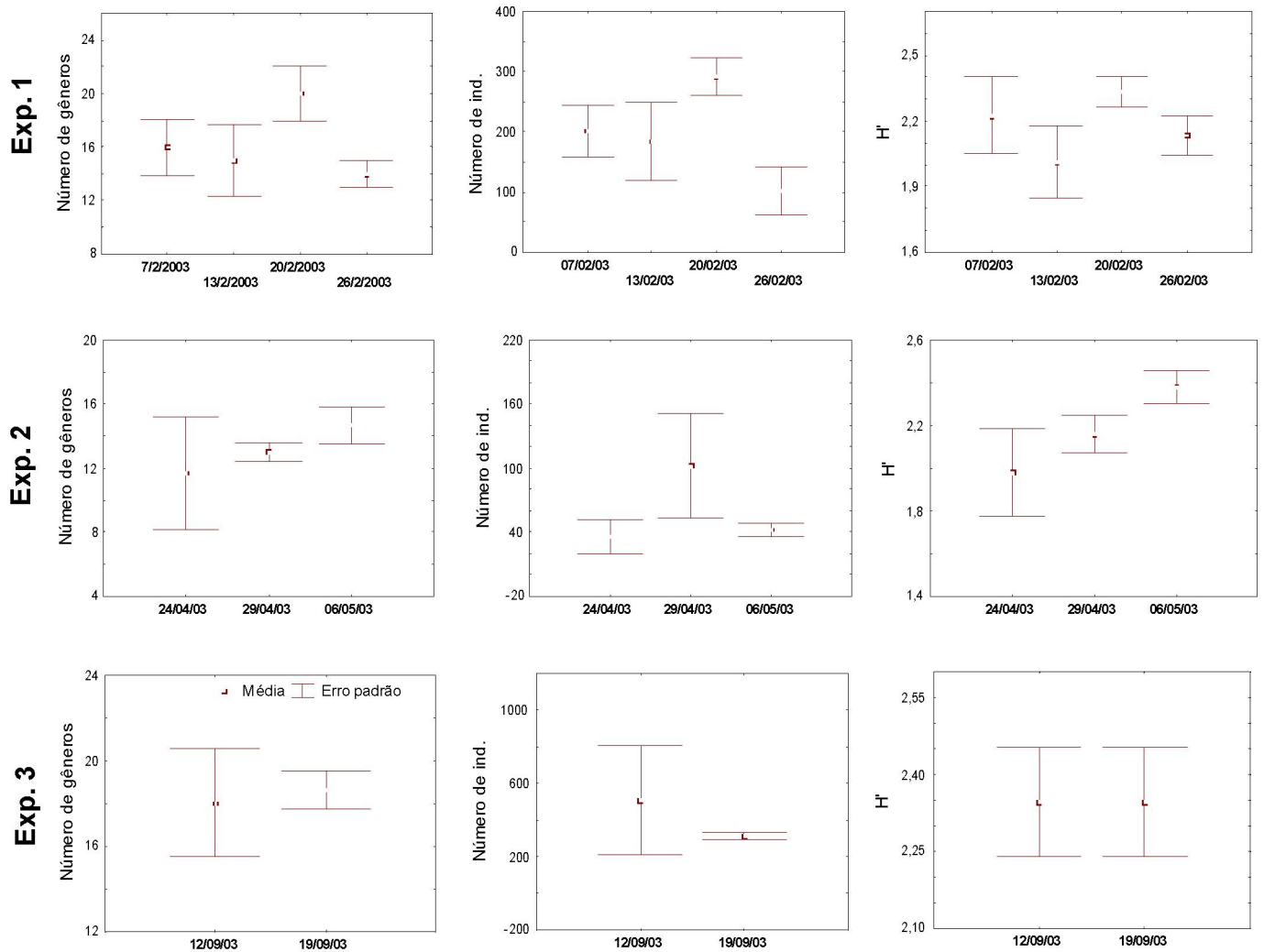


Fig. 21. Média e erro padrão do número de espécies, número de indivíduos e índice de diversidade de Shannon dos gêneros de Nematoda nas datas amostrais na planície abrigada.

NEMATODA

SUB RIP

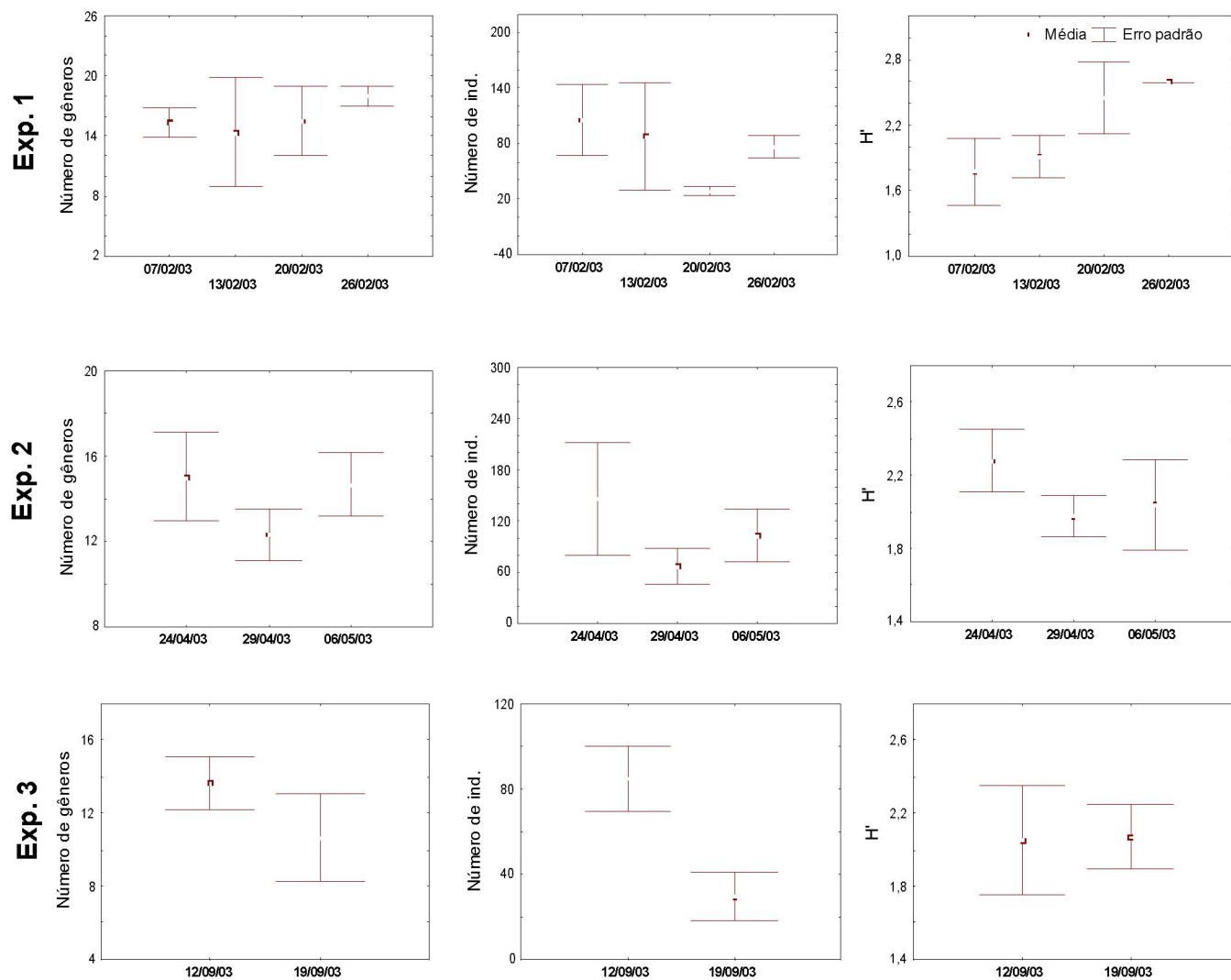


Fig. 22. Média e erro padrão do número de espécies, número de indivíduos e índice de diversidade de Shannon dos gêneros de Nematoda nas datas amostrais no sublitoral com ondulações.

NEMATODA

SUB MEG

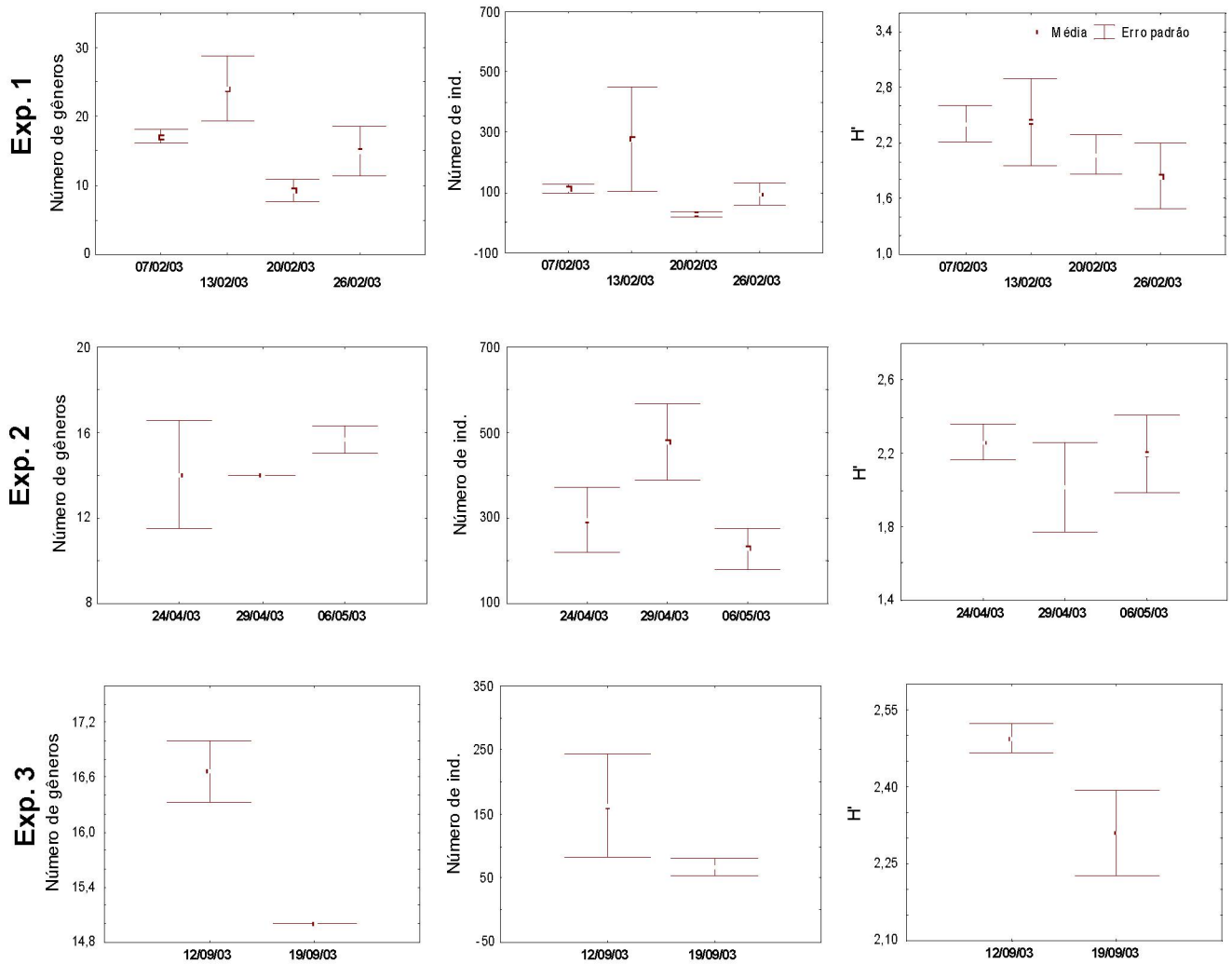


Fig. 23. Média e erro padrão do número de espécies, número de indivíduos e índice de diversidade de Shannon dos gêneros de Nematoda nas datas amostrais no sublitoral com megafauna.

Tabela 09. Resultados da análise da variância (experimentos 1 e 2) e teste t (experimentos 3 e 4) para os gêneros de Nematoda. Valores significativos de p são mostrados em negrito acompanhados do teste post-hoc de Tukey (somente para ANOVA). Asteriscos denotam situações em que o teste post-hoc não diferenciou grupos de estações.

	Exp.	Nº de sp.		Nº de ind.		H'	
		p	post-hoc	p	post-hoc	p	post-hoc
EX	1	0,21		0,13		0,75	
	2	0,23		0,03	29/4 > 24/4 = 6/5	0,51	
	3	0,12		0,07		0,82	
AB	1	0,25		0,11		0,22	
	2	0,63		0,29		0,19	
	3	0,81		0,55		0,99	
RIP	1	0,92		0,67		0,17	
	2	0,40		0,48		0,52	
	3	0,34		0,04	*	0,97	
MEG	1	0,06		0,30		0,55	
	2	0,68		0,12		0,67	
	3	0,01	*	0,30		0,10	

DISCUSSÃO

Os efeitos da hidrodinâmica sobre a geomorfologia costeira propiciam a formação de distintos ambientes sedimentares em várias escalas espaciais (Hewitt et al., 2004). Apesar de fundos areno-lodosos serem considerados ambientes de baixa complexidade estrutural quando comparados com recifes de coral e pradarias marinhas, é possível distinguir vários níveis de organização e complexidade nestes sedimentos não consolidados (Thrush et al., 2001).

Os quatro ambientes estudados são uma pequena amostra da diversidade de fundos sedimentares existentes na Baía de Paranaguá e na plataforma rasa do estado do Paraná. A classificação dos ambientes sedimentares apresentada neste trabalho foi baseada em descrições visuais associadas com análises granulométricas. Neste contexto, Knebel *et al.* (1999) reconheceram quatro tipos de ambientes sedimentares recorrentes em Long Island Sound por meio de técnicas de mapeamento de fundo (Solan et al., 2003). Naquele estuário, os ambientes se distribuem de forma heterogênea de acordo com a sua localização e são resultantes basicamente de processos de erosão, transporte e deposição das partículas sedimentares.

Os ambientes descritos neste estudo podem ser divididos em dois grupos de acordo com as suas características sedimentológicas. O primeiro, formado pela planície abrigada e o sublitoral com megafauna, possui sedimentos com maior complexidade estrutural (baixo grau de seleção de grãos) e a presença de megafauna e macroalgas. O segundo grupo, formado pela planície exposta e pelo sublitoral com ondulações, pode ser caracterizado pelo predomínio de areia fina bem selecionada, proporcionando um baixo grau de complexidade estrutural. O sublitoral apresenta mega-ondulações e a camada oxidada mais desenvolvida. Estas características estruturais se mantiveram durante todo o período das amostragens e provavelmente apresentam resiliência em escalas maiores de tempo.

Os padrões descritos acima puderam ser visualizados por meio do mergulho autônomo que foi uma atividade fundamental para o desenvolvimento deste trabalho. Além de propiciar a visualização dos ambientes sedimentares, a coleta manual das amostras com amostradores cilíndricos torna o processo de amostragem mais exato e confiável quando comparado aos busca-fundos usados

frequentemente na ecologia bêntica.

O desenho amostral usado na identificação de impactos ambientais deveria idealmente incluir situações controle. Neste trabalho o uso de controles espaciais foi inviabilizado devido à magnitude dos eventos estudados. Foram considerados controles as situações pré-perturbação.

Em grandes escalas espaciais, evidências empíricas sugerem que há correlações evidentes entre os parâmetros físicos do ambiente bêntico e a composição da infauna associada (Yates et al., 1993). No entanto, foi igualmente demonstrado que ambientes com características similares não sustentam necessariamente as mesmas associações bênticas (Zajac, 2000). A composição de cada associação depende das características físicas do ambiente sedimentar e também da sua localização geográfica e de interações biológicas. Assim, ambientes geograficamente mais próximos terão maiores chances de intercambiar organismos pelo processo de dispersão e também estarão sujeitos a receber o mesmo conjunto de larvas por serem influenciados por massas d'água semelhantes.

Uma parcela significativa da infauna bêntica de ambientes com alta dinâmica sedimentar deve sofrer transporte durante eventos de perturbação física (Commito et al., 1995). O fato de que componentes da infauna podem ser transportados e assentar em diferentes ambientes sedimentares, com associações já estabelecidas, mostra o importante papel desempenhados pelas interações biológicas na estruturação destas associações após perturbações.

A diversidade biológica, expressa por índices de diversidade, como o de Shannon, ou pela simples riqueza de espécies, é um parâmetro que pode ser pouco alterado mesmo que ocorram grandes substituições das espécies que compõem as associações no decorrer do tempo. O debate sobre a relação entre estabilidade ambiental e diversidade ainda é um campo de discussões ativas na ecologia (McCann, 2000), não havendo ainda um consenso ou visão sintética na literatura (Polis, 1998). Este trabalho se limita a analisar a relação entre a diversidade e a estabilidade física do sedimento, ou seja, a sua propensão a sofrer desestabilização e transporte.

Neste estudo foi sugerido que a diversidade poderia ser uma variável altamente dependente da estabilidade e da complexidade estrutural do substrato. Assim, a primeira hipótese deste trabalho previa que substratos mais complexos estruturalmente poderiam abrigar associações mais diversas. A complexidade estrutural foi inferida a partir da análise dos parâmetros sedimentares, sendo o grau

de seleção o indicador da estabilidade (Gray, 1974), juntamente com observações de campo a respeito da compactação dos sedimentos.

Análises de significância estatística mostraram que a riqueza específica e o índice de diversidade da macrofauna foram maiores nas áreas com sedimentos estruturalmente mais complexos do que nas áreas com sedimentos móveis e bem selecionados (Fig. 5). Também foi evidente a relação entre a compactação dos sedimentos e a profundidade. Entre os sedimentos mais estáveis (PLAN AB e SUB MEG), a estação sublitoral apresentou maior diversidade. O mesmo padrão pôde ser observado em relação aos sedimentos arenosos, mais fluidos (PLAN EX e SUB RIP) com maiores valores de diversidade no sublitoral (Fig. 8).

Não foi observado o mesmo padrão para a meiofauna ou para os Nematoda, como grupo analisado à parte. O baixo número de amostras coletadas para a meiofauna, que tornou os erros-padrão muito expressivos, presumidamente influenciou a precisão das estimativas de abundância (Fig. 6 e 8). Apesar da alta variabilidade, uma comparação dos valores médios de diversidade entre macrofauna, meiofauna e Nematoda curiosamente não mostrou o mesmo padrão.

Heip et al. (1985) hipotetizaram que os nematóides são mais sensíveis a mudanças no sedimento do que copépodes harpacticóides e a macrofauna. Este trabalho não registrou correlações significativas entre a ocorrência e abundância dos gêneros de Nematoda e os ambientes sedimentares. Alguns gêneros mostraram maior especificidade ou preferência por determinados tipos de sedimento, como *Trichoteristus* na planície exposta, *Terschellingia* na planície abrigada e *Trichoteristus* / *Gammanema* no sublitoral com ondulações (Tabela 4). No entanto, os gêneros *Sabatieria* e *Daptonema*, que freqüentemente apresentaram altas contribuições relativas, ocorreram em todas as estações.

Devido ao uso de um nível taxonômico supra-específico, existe a possibilidade dos gêneros analisados serem representados por distintas espécies, cada uma relacionada com tipos particulares de fundo. A suscetibilidade ao transporte também pode variar de acordo com a espécie (Schratzberger & Warwick, 1998), de modo que espécies pertencentes ao mesmo gênero podem apresentar diferentes comportamentos de dispersão. Na macrofauna não foram identificadas espécie com a mesma flexibilidade, principalmente entre os táxons dominantes. Algumas espécies como *Branchiostoma* sp. foram encontradas em duas regiões distintas mas nunca nos quatro ambientes sedimentares estudados.

A literatura bêntica corrente considera que as perturbações impostas aos

fundos marinhos podem se expressar como eventos de baixa intensidade ou como eventos extremos. Estudos desenvolvidos por Hewitt *et al.* (1997) em condições meteorológicas estáveis e com ventos moderados, mostraram que em bancos arenosos de Manukau Harbor, na Nova Zelândia, a ação de pequenas ondas formadas localmente pode retrabalhar o sedimento até uma profundidade de 3 cm. Por outro lado, Günther (1992) considerou como perturbações tempestades extremas que acontecem apenas uma vez a cada dez anos no Mar de Wadden. Underwood (1999) relatou os efeitos deletérios provocados por uma tempestade bastante severa em um costão rochoso e observou que eventos semelhantes são extremamente raros. Observa-se então que eventos extremos acontecem esporadicamente, enquanto perturbações com menor intensidade são, em geral, mais frequentes.

As perturbações meteorológicas analisadas ocupam uma posição intermediária no espectro de máximos e mínimos destes eventos (dados não publicados). As espécies que habitam a plataforma continental rasa e as desembocaduras dos estuários devem estar evolutivamente adaptadas a estas “perturbações”, ou não estariam presentes na região. Para que os organismos se adaptem às perturbações é necessário que estas ocorram com frequência suficiente para que haja uma expectativa razoável de que os animais as experimentem no seu tempo de vida (Thistle, 1981). Também é importante que perturbações físicas em grande escala ou catastróficas não sejam frequentes, pois isso inviabilizaria a recolonização das áreas devastadas.

A dinâmica da circulação atmosférica na região em questão envolve constantes deslocamentos de massas de ar com propriedades distintas que propiciam a formação de ventos ora vindos de sul/sudeste ora de norte/nordeste/leste. Momentos de ausência de ventos ocorrem apenas por breves períodos de tempo. As condições de perturbação do fundo são diretamente associadas aos ventos vindos de sul/sudeste que sopram com grande intensidade provocando a formação de ondas em várias escalas. Este fenômeno é conhecido como “storm surge”, ou agitação marítima ligada a tempestades.

Toda a extensão da Baía de Paranaguá esta constantemente sob influência crônica dos ventos e conseqüentemente das ondas formadas localmente. A diferença mais marcante entre as condições sinóticas dos quadrantes sul e norte é que apenas o vento sul faz com que a agitação marítima intensificada atinja a desembocadura sul da baía devido à geografia da região. Apesar de não existirem

dados consistentes sobre o paleoclima da região, é possível supor que este tipo de evento venha influenciando diretamente a evolução dos ecossistemas costeiros estudados, pelo menos na escala de centenas ou milhares de anos.

A segunda hipótese deste trabalho previu mudanças de curto prazo na estrutura da infauna bêntica em relação aos eventos meteorológicos predominantes na região. A modificação dos padrões de similaridade espacial das estações, as mudanças nos padrões de dominância e as variações nos descritores ecológicos foram usadas para testar a hipótese. A erosão e o transporte de frações do sedimento podem ressuspender os organismos na coluna d'água proporcionando a sua dispersão (Günther, 1992). Considerando a existência de mosaicos sedimentares difundidos em ambientes estuarinos (Zajac et al., 2003), o fluxo de organismos poderia propiciar uma homogeneização da fauna diluindo as diferenças previamente existentes.

Dernie (2003) reconheceu esta possibilidade e ainda considerou que os organismos transportados para regiões diferentes da sua origem poderiam ter menor adaptabilidade ao novo ambiente quando comparados às espécies residentes. Processos biológicos podem ser muito importantes após a redistribuição de componentes da fauna. Há então a possibilidade de um equilíbrio dinâmico entre momentos de estabilidade modificados por perturbações com constantes fluxos de organismos.

Para a macrofauna foi constatada uma grande afinidade entre a fauna e as feições sedimentares com pouca superposição entre diferentes ambientes. Poucos organismos são comuns a dois tipos de ambientes distintos e as diferenças se mantiveram mesmo depois das três perturbações analisadas. Isso comprova que não houve fluxo de organismos suficiente para afetar a identidade de cada ambiente sedimentar, apesar da análise de proximidade indicar algumas tendências para tal, em alguns eventos. Este é o caso do sublitoral com ondulações cujas réplicas estavam próximas do sublitoral com megafauna no dia 3 de outubro de 2002, passando a estar mais próximo da planície exposta no dia 8 de outubro de 2002 (Fig. 9).

A meiofauna não variou significativamente em função dos tipos de substrato. Este padrão pode ser um artefato de técnica, causado pelo nível de resolução taxonômica adotado para identificação deste grupo. Os grandes grupos podem ser os mesmos em todas as áreas, porém pode haver diferenças importantes nos grupos basais, como famílias, gêneros e espécies, principalmente entre os

copepódes harpacticóides e nematóides que são os grupos meiofaunais mais diversificados. De fato, a análise dos gêneros de Nematoda mostrou um padrão consistente com as previsões da segunda hipótese deste trabalho. Depois de dois eventos de perturbação as diferenças entre estações, que eram significativas no primeiro período de amostragem, passaram a ser não significativas, indicando uma homogeneização da fauna de nematóides (Tabela 7).

A análise do efeito das perturbações nos descritores ecológicos estudados não identificou uma resposta consistente entre os eventos. Também não foram observadas diferenciações marcantes entre perturbações e períodos controle em nenhum dos compartimentos biológicos estudados. Este resultado refuta a hipótese de que perturbações com intensidade intermediária como as analisadas neste estudo causem sistematicamente um aumento na mortalidade da infauna. Os efeitos das perturbações meteorológicas na fauna podem ocorrer de maneira indireta ou em outras escalas temporais.

A possibilidade de que perturbações intermediárias (Connell, 1978) podem ter efeitos benéficos nas associações tem sido testada em vários ambientes (Huxham, 2000). Durante eventos de perturbação física, a disponibilidade de alimento pode ser aumentada pelo processo de transporte de matéria orgânica particulada e pode haver exclusão de espécies dominantes contribuindo para uma diminuição de exclusões competitivas mantendo os valores de diversidade. Estes efeitos indiretos podem ser observados em várias escalas temporais dificultando as correlações entre um evento particular e um determinado resultado na estrutura das associações.

CONCLUSÕES

Este trabalho buscou analisar a estabilidade de curto prazo da infauna bêntica de ambientes sedimentares distintos em relação a perturbações associadas a condições meteorológicas. O motivo da escolha deste evento em particular foi a sua potencialidade de gerar distúrbios frequentemente observados na zona costeira do sul do Brasil.

Os resultados obtidos mostraram que a ocorrência e abundância da macrofauna possuem alta especificidade em relação aos tipos de substrato. Os grandes grupos da meiofauna não mostraram o mesmo padrão, provavelmente devido à resolução taxonômica adotada, no nível de grandes grupos ou gêneros. Em relação aos Nematoda foram encontrados gêneros fiéis aos ambientes sedimentares, no entanto, a presença de gêneros com ampla distribuição local impossibilitou a discriminação de correlações bem evidentes entre as associações e os diferentes tipos de substrato.

As perturbações associadas ao vento sul não causaram redução expressiva e recorrente no número de espécies e indivíduos e também na diversidade dos três compartimentos biológicos estudados. Em relação à variação na distribuição espacial entre ambientes sedimentares distintos, as perturbações influenciaram apenas os Nematoda. No entanto, são necessários mais estudos para comprovar esta relação. Conclui-se que na escala espaço-temporal analisada as condições oceanográficas associadas com a prevalência do vento sul não afetam significativamente a estrutura das associações bênticas dos ambientes sedimentares estudados.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Araújo, A.D., 2001. **Dinâmica sedimentar e evolução paleogeográfica do Saco do Limoeiro, Ilha do Mel, Paraná**. Dissertação de Mestrado, Departamento de Geologia – Universidade Federal do Paraná. 132 pp.
- Armonies, W., 1990. Short-term changes of meiofaunal abundance in intertidal sediments. **Helgoländer meeresunters**, 44: 375-386.
- Armonies, W., 2000. On the spatial scale needed for benthos community monitoring in the coastal North Sea. **Journal of sea research**, 43:121-133.
- Bell, R.G., Hume, T.M., Dolphin, T.J., Green, M.O., Walters, R.A., 1997. Characterization of physical factors on an intertidal sandflat, Manukau Harbour, New Zealand. **Journal of experimental marine biology and ecology**, 216: 11-32.
- Bock, M.J., Miller, D.C., 1995. Storm effects on particulate food resources on an intertidal sandflat. **Journal of experimental marine biology and ecology** 187, 81-101.
- Boesch, D., Rosenberg, R., 1981. *In*: Barret, C.W., Rosenberg, R. (ed.) **Stress effects on natural ecosystems**. Wiley, London.
- Brown, C. J., Cooper, K. M., Meadows, W. J., Limpenny, D. S., Rees, H. L., 2002. Small-scale mapping of sea-bed assemblages in the eastern English Channel using sidescan sonar and remote sampling techniques. **Estuarine, coastal and shelf science**, 54: 263–278.
- Butman, C.A., 1987. Larval settlement of soft-sediment invertebrates: the spatial scale of pattern explained by active habitat selection and the emerging role of hydrodynamical processes. **Oceanography and marine biology: an annual review**, 25: 113-165.
- Commuto, J. A., Thrush, S. F., Pridmore, R. D., Hewitt, J. E., Cummings, V. J.,

1995. Dispersal dynamics in a wind-driven benthic system. **Limnology and oceanography**, 40: 1513-1518.
- Connel, J.H., 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. **Science**, 199:1302-1309.
- Constable, A.J., 1999. Ecology of benthic macro-invertebrates in soft-sediment environments: A review of progress towards quantitative models and predictions. **Australian journal of ecology**, 24:452-476.
- Couto, E.C.G., 1996. **Estrutura espaço temporal da comunidade macrobêntica da planície intertidal do Saco do Limoeiro – Ilha do Mel (Paraná, Brasil)**. Tese de doutorado, Departamento de Zoologia da Universidade Federal do Paraná. 138 pp.
- Couto, E.C.G., Savian, M., 1998. Caracterização sedimentológica da planície intertidal da parte sul do Saco do Limoeiro (Ilha do Mel – Paraná – Brasil). I. Implicações ecológicas. **Brazilian archives of biology and technology**, v.41, n.2, p.237-246.
- Dernie, K.M., Kaiser, M.J., Richardson, E.A., Warwick, R.M., 2003a. Recovery of soft sediment communities following physical disturbance. **Journal of experimental marine biology and ecology**, 285-286: 415-434.
- Dernie, K.M., Kaiser, M.J., Warwick, R.M., 2003b. Recovery rates of benthic communities following physical disturbance. **Journal of animal ecology**, 72: 1043-1056.
- Dobbs, F.C., Vozarick, J.M., 1983. Immediate effects of a storm on coastal infauna. **Marine ecology progress series**, 11: 273-279.
- Ellis, J.I., Norkko, A., Thrush, S.F., 2000. Broad-scale disturbance of intertidal and shallow sublittoral soft-sediment habitat; effects on the benthic macrofauna. **Journal of aquatic ecosystem stress and recovery**, 7:57-74.

- Gallucci, F., Netto, S.A., 2004. Effects of the passage of cold fronts over a coastal site: an ecosystem approach. **Marine ecology progress series**, 281: 79-92.
- Gray, J.S., 1974. Animal-sediment relationships. **Oceanography and marine biology: an annual review**, 12: 223-261.
- Gray, J.S., Christie, H., 1983. Predicting long-term changes in marine benthic communities. **Marine ecology progress series**, 13 (1): 87-94.
- Green, M.O., Vincent, C.E., McCave, I.N., Dickson, R.R., Rees, J.M., Pearson, D.D., 1995. Storm sediment transport: observations from the British North Sea shelf. **Continental Shelf Research**, 15: 889-912.
- Green, M.O., Black, K.P., Amos, C.L., 1997. Control of estuarine sediment dynamics by interactions between currents and waves at several scales. **Marine geology**, 144: 97–116.
- Günther, C., 1992. Dispersal of intertidal invertebrates: a strategy to react to disturbances of different scales? **Netherlands journal of sea research**, 30: 45-56
- Hall, S.J., 1994. Physical disturbance and marine benthic communities: life in unconsolidated sediments. **Oceanography and marine biology: an annual review**, 32: 179-239.
- Harrison, G.W., 1979. Stability under environmental stress: resistance, resilience, persistence, and variability. **The American naturalist**, 113: 5.
- Heip, C., Vincx, M., Vranken, G., 1985. The ecology of marine nematodes. **Oceanography and marine biology: an annual review**, 23: 399-489
- Hewitt, J.E., Pridmore, R.D., Thrush, S.F., Cummings, V.J., 1997. Assessing the short-term stability of spatial patterns of macrobenthos in a dynamic estuarine system. **Limnology and oceanography**, 42(2): 282-288.

- Hewitt, J. E., Thrush, S. F., Legendre, P., Funnell, G. A., Ellis, J., Morrison, M., 2004. Mapping of marine soft-sediment communities: integrated sampling for ecological interpretation, **Ecological applications**, 14(4): 1203–1216.
- Huxham, M., Roberts, I., Bremner, J., 2000. A field test of the intermediate disturbance hypothesis in the soft-bottom intertidal. **International review of hydrobiology**, 85(4): 379-394.
- Knebel, H.J., Rendigs, R.R., List, J.H., Signell, R.P., 1996. Sea floor environments in Cape Cod Bay, a large coastal embayment. **Marine geology**, 133: 11-33.
- Knebel, H.J., Signell, R.P., Rendigs, R.R., Poppe, L.J., List, J.H., 1999. Sea floor environments in the Long Island Sound estuarine system. **Marine geology**, 155: 277-318.
- Knoppers, B.A., Brandini, F.P., Thamm, C.A., 1987. Ecological studies in the Bay of Paranaguá. II. Some physical and chemical characteristics. **Nerítica** 2: 1-36.
- Lana, P.C., Marone, E., Lopes, R.M., Machado, E.C., 2000. The subtropical estuarine complex of Paranaguá Bay, Brazil. In: **Coastal Marine Ecosystems of Latin America**. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 144, p. 131-145.
- Li, M.Z., Amos, C.L., Heffler, D.E., 1997. Boundary layer dynamics and sediment transport under storm and non-storm conditions on the Scotian Shelf. **Marine geology**, 141: 157-181.
- McCann, K.S., 2000. The diversity-stability debate. **Nature**, 405, 228-233.
- Miller, D.C., Muir, C.L., Hauser, O.A., 2002. Detrimental effects of sedimentation on marine benthos: what can be learned from natural processes and rates? **Ecological engineering**, 19, 211-232.
- Morrissey, D.J., Underwood, A.J., Howitt, L., Stark, J.S., 1992a. Temporal variation in soft sediment benthos. **Journal of experimental marine biology and ecology**, 164 (2) 233-245.

- Morrissey, D.J., Howitt, L., Underwood, A.J., Stark, J.S., 1992b. Saptial variation in soft-sediment benthos. **Marine ecology progress series**, 81: 197-204.
- Murray, J.M.H., Meadows, A., Meadows, P.S., 2002. Biogeomorphological implications of microscale interactions between sediment geotechnics and marine benthos: a review. **Geomorphology**, 47: 15-30.
- Newell, R.C., Seiderer, L.J., Hitchcock, D.R., 1998. The impact of dredging works in coastal waters: a review of the sensitivity to disturbance and subsequent recovery of biological resources on the sea bed. **Oceanography and marine biology: an annual review**, 36:127-178.
- Nichols, F.H., 1985. Abundance fluctuations among benthic invertebrates in two Pacific estuaries. **Estuaries**, 8 (2A): 136-144.
- Negrello Filho, O.A., Underwood, A.J., Chapman, G.M. (submetido). Recolonization of infauna on a tidal flat: an experimental analysis of modes of dispersal. **Journal of experimental marine biology and ecology. (ANEXO)**
- Noernberg, M.A., **Processos morfodinâmicos no Complexo Estuarino de Paranaguá: um estudo utilizando dados do Landsat-TM e medições *in situ***. Tese de Doutorado. Departamento de Geologia, Universidade Federal do Paraná. 180 pp.
- Palmer, M.A., 1988. Dispersal of marine meiofauna: a review and conceptual model explaining passive transport and active emergence with implications for recruitment. **Marine ecology progress series**, 48: 81-91.
- Palmer, M.A., Allan, J.D., Butman, C.A., 1996. Dispersal as a regional process affecting the local dynamics of marine and stream benthic invertebrates. **Trends in ecology and evolution**, 11(8): 322-326.

- Petersen, C.G.J. (1913). Valuation of the sea. II. The animal communities of the sea bottom and their importance for marine zoogeography. **Report of the Danish biological station to the board of agriculture**, 25, 62pp.
- Pickett, S.T.A., White, P.S., 1985. **The ecology of natural disturbance and patch dynamics**. London: Academic Press.
- Polis, G.A., 1998. Stability is woven by complex webs. **Nature**, 395: 744-745.
- Posey, M., Lindberg, W., Alphin, T., Vose, F., 1996. Influence of storm disturbance on an offshore benthic community. **Bulletin of marine science**, 59:523-529.
- Probert, P.K. 1984. Disturbance, sediment stability, and trophic structure of soft bottom communities. **Journal of marine research**, 42:893-921.
- Raffaelli, D., Moller, H., 2000. Manipulative field experiments in animal ecology: Do they promise more than they can deliver? **Advances in ecological research**, 30:300-338.
- Raffaelli, D.G., Bell, E., Weithoff, G., Matsumoto, A., Cruz-Motta, J.J., Kershaw, P., Parker, R., Parry, D., Jones, M., 2003. The ups and downs of benthic ecology: considerations of scale, heterogeneity and surveillance for benthic-pelagic coupling. **Journal of experimental marine biology and ecology** 285-6, 191-204.
- Rees, E.I.S., Nicholaidou, A., Laskaridou, P., 1976. The effects of storms on the dynamics of shallow water benthic associations. In: Keegan, B.F., Ócèidigh, P., Boaden, P.J.S. (eds.) **Biology of benthic organisms**, Pergamon, New York, p.465-474.
- Rhoads, D.C., Young, D.K., 1970. The influence of deposit-feeding organisms on sediment stability and community throphic structure. **Journal of marine research**, 28: 150-178.

- Sanders, H.L., 1958. Benthic studies in Buzzards Bay. I. Animal-sediment relationships. **Limnology and oceanography**, 3:246-258.
- Schratzberger, M., Warwick, R.M., 1998. Effects of physical disturbance on nematode communities in sand and mud: a microcosm experiment. **Marine biology**, 130: 643-650.
- Solan, M., Germano, J.D., Rhoads, D.C., Smith, C., Michaud, E., Parry, D., Wenzhöfer, F., Kennedy, B., Henriques, C., Battle, E., Carey, D., Iocco, L., Valente, R., Watson, J., Rosemberg, R., 2003. Towards a great understanding of pattern, scale and process in marine benthic systems: a picture is worth a thousand worms. **Journal of experimental marine biology and ecology**, 285-286: 313-338.
- Snelgrove, P.V. & Butman, C.A., 1994. Animal-sediment relationships revisited: Cause versus effect. **Oceanography and marine biology: an annual review**, 32: 111-177.
- Thistle, D., 1981. Natural physical disturbances and communities of marine soft bottoms. **Marine ecology progress series**, 6: 223-228.
- Thrush, S.F., 1991. Spatial pattern in soft-bottom communities. **Trends in ecology and evolution**, 6(3): 75-79.
- Thrush, S.F., Whitlatch, R.B., Pridmore, R.D., Hewitt, J.E., Cummings, V.J., Wilkinson, M.R., 1996. Scale-dependent recolonization: the role of sediment stability in a dynamic sandflat habitat. **Ecology**, 77(8): 2472-2487.
- Thrush, S.F., Pridmore, R.D., Hewitt, J.E., 1994. Impacts on soft sediment macrofauna: The effects of spatial variation in temporal trends. **Ecological applications**, 4: 31-41.
- Thrush, S. F., Hewitt, J. E., Funnell, G. A., Cummings, V. J., Ellis, J., Schultz, D., Talley, D., Norkko, A., 2001. Fishing disturbance and marine biodiversity: the

- role of habitat structure in simple soft-sediment systems. **Marine ecology progress series**, 223: 277-286.
- Thrush, S.F., Dayton, P. K., 2002. Disturbance to marine benthic habitats by trawling and dredging: Implications for marine biodiversity. **Annual review of ecology and sistematics**, 33:449-473
- Tunberg, B.G., Nelson, W.G., 1998. Do climatic oscilation influence cyclical patterns of soft bottom macrobenthic communities on the Swedish west coast? **Marine ecology progress series**, 170: 85-94.
- Turner, S.J., Thrush, S.F., Pridmore, R.D., Hewitt, J.E., Cummings, V.J., Maskery, M., 1995. Are soft-sediment communities stable? An example from a windy harbour. **Marine ecology progress series**, 120: 219-230.
- Turner, S.J., Grant, J., Pridmore, R.D., Hewitt, J.E., Wilkinson, M.R., Hume, T.M., Morrisey, D.J., 1997. Bedload and water-column transport and colonization process by post-settlement macrofauna: Does infaunal density matter? **Journal of experimental marine biology and ecology**, 216: 51-75.
- Underwood, A.J., 1991. Beyond BACI: experimental designs for detecting human environmental impacts on temporal variations in natural populations. **Australian journal of marine and freshwater research**, 42: 569-587.
- Underwood, A. J., 1999. Physical disturbances and their direct effect on an indirect effect: responses of an intertidal assemblage to a severe storm. **Journal of experimental marine biology and ecology**, 232: 125-140.
- Underwood, A.J., Chapman, M.G., Connell, S.D., 2000. Observations in ecology: you can't make progress on process without understanding the patterns. **Journal of experimental marine biology and ecology**, 250: 97-115.
- Williams, J. J., Rose, C. P., 2001. Measured and predicted rates of sediment transport in storm conditions. **Marine geology**, 179(1-2): 121-133.

- Yates, M.G., Goss-Custard, J.D., McGrorty, S.M., Lakhani, K.M., Durrell, S.E.A. le V. Dit., Clarke, R.T., Rispin, W.E.I., Moy, I., 1993. Sediment characteristics, invertebrate densities and shore birds densities on inner banks of the Wash. **Journal of applied ecology**, 30: 599-614.
- Zajac, R. N., Lewis, R.S., Poppe, L.J., Twichell, D.C., Vosarick, J., DiGiacomo-Cohen, M.L., 2000. Relationships among sea-floor structure and benthic communities in Long Island Sound at regional and benthoscape scales. **Journal of coastal research**, 16(3): 627-640.
- Zajac, R. N., Lewis, R.S., Poppe, L.J., Twichell, D.C., Vosarick, J., DiGiacomo-Cohen, M.L., 2003. Response of infaunal populations to benthoscape structure and potencial importance of transition zones. **Limnology and oceanography**, 48(2): 829-842.

ANEXO

O trabalho desenvolvido durante o período da bolsa sandwich sob orientação do Dr. Anthony Underwood e Dra. Gee Chapman será apresentado aqui por ter sido citado na tese e ainda se encontrar no prelo para a publicação no Journal of Experimental Marine Biology and Ecology.

Recolonization of infauna on a tidal flat: an experimental analysis of modes of dispersal

O.A. Negrello Filho ^{a,b}, A.J. Underwood ^b, M.G. Chapman ^b

^a *Curso de Pós-Graduação em Zoologia, Caixa Postal 19020, CEP 81531-980, Curitiba, PR, Brazil.*

^b *Centre for Research on Ecological Impacts of Coastal Cities, Marine Ecology Laboratories A11, University of Sydney, NSW 2006, Australia*

Abstract

Animals can colonize intertidal sediments by lateral movement through (by burrowing) and on (by crawling) the sediment or by settling (vertically) from the water-column (during larval or bed-load transport above the surface of the sediment). To determine the relative importance of these in recolonization of cleared areas, animals were experimentally prevented from lateral movement through sediments (using fences) and/or by settlement from the water-column (using lids). Necessary controls required nine experimental treatments and an untouched control. After 16 days, assemblages in experimental treatments differed from natural assemblages: recovery was not yet complete. There were differences among assemblages in plots with lids, but no differences among assemblages in plots with fences. After 33 days, treatments with lids still showed little

recolonization. Multivariate analyses of assemblage showed the relevance of colonization from the water-column. Analysis of individual taxa revealed complex patterns of recolonization. In general, juvenile bivalves used the water-column, but numbers of large polychaetes were reduced by the fences, indicating that lateral movement was important. These experiments illustrate the complex dynamics of soft-bottom benthic assemblages and great importance of small-scale dispersal.

Keywords: Disturbance; Macrofauna; Manipulative Experiment; Recolonization; Soft Sediment

1. Introduction

The natural dynamics of marine populations involve the frequent arrival and dispersal of species (Günther, 1992; Hewitt et al., 1997). In the soft sediments of intertidal flats, where most organisms live within the sedimentary matrix, it is particularly difficult to understand the complexity of processes of colonization (Snelgrove and Butman, 1994).

New colonists may result from two processes, namely, larval settlement by species with planktonic dispersal (Butman, 1987) and/or post-settlement movement by juveniles and /or adults (Smith and Brumsickle, 1989, Turner et al., 1997). Successful colonization by larval settlement depends on the timing of the reproductive cycles, availability of larvae and a series of subsequent steps involving passive deposition and selection of suitable sites (Butman, 1987). Colonization by movements of animals from surrounding areas depends on the availability of potential colonists or their having sufficient propensity to move.

Recolonization of disturbed areas of sediment is an on-going process in coastal sedimentary habitats. In protected tidal flats and mangrove forests, but

more notably on very dynamic coastal shores, waves and tidal currents can suspend and transport fractions of sediment, which will disturb the infauna (Murray et al., 2002). This may influence dispersal of some components of the infauna, mainly the smaller taxa and juvenile forms, which dwell in the upper few centimetres of sediment. Recent research has demonstrated lateral movement of juveniles or adults to be an important process at small to medium spatial scales (Turner et al., 1997 and references therein).

For the purpose of this paper, the terms dispersal and movement will be used interchangeably to cover any process by which the recolonization of a disturbed area is achieved (Günther, 1992). The dispersal of infauna can occur passively, by bed-load transport during destabilization and/or erosion of sediments (Emerson and Grant, 1991; Tamaki, 1987). Dispersal also occurs due to active movement, involving behavioural mechanisms, such as byssal drifting (Armonies, 1994; Commito et al., 1995; Stocks, 2002). It is very likely that both processes occur in the dynamics of most assemblages in sediments. Their relative importance will depend on the characteristics of different habitats and on the life-histories and ecology of relevant species. Invariably, the success of colonists after dispersal will involve interactions with the resident assemblage (Zajac et al., 1998) in addition to influences of the abiotic conditions into which colonists have arrived.

Settlement and post-settlement dispersal are extremely important in recolonization after disturbance (Boesch and Rosenberg, 1981). Soft sediments are subjected to a variety of physical and biological disturbances which vary in frequency and intensity (Probert, 1984; Hall et al., 1994; Turner et al., 1995). Rates of recovery are dependent on the scales and intensities of the disturbances (Thrush et al., 1996; Whitlatch et al., 1998).

Small-scale variation in numbers and types of animals is a widespread

feature of sedimentary systems (Morrissey et al., 1992a,b; Commito et al., 1995; Hunt and Mullineaux, 2002). Some of the processes causing such small-scale variation are beginning to be understood. For example, numbers of postlarval macrofauna were greatly influenced by the presence of patches of mussels (Commito et al., 2005) causing variation at scales of < 1 m. Similarly, Commito et al. (1995) demonstrated great differences in numbers of small bivalves depending on the presence of pits made by horseshoe crabs. These, again, caused patchiness at scales < 1 m. Norkko (2001) studied dispersal of marked postlarval bivalves in areas of 0.25 m^2 because these were the “spatial scales relevant to many experiments”. Similar attention has been paid to the small-scale ($0.75 - 2$ m) variations in number of meiofauna (Commito and Tita, 2002). Experimental studies of transporting processes in flumes (e.g. Hunt, 2005) focus on small-scale mechanisms, partially because of logistic constraints, but also because of their undoubted ecological importance.

In small-scale experiments (with plots $< 0.01 \text{ m}^2$), recovery has been reported to be very fast, e.g. over one or a few days (Frid, 1989; Commito et al., 1995; Shull, 1997), or weeks (Bolam et al., 2002). For small patches, adults or juveniles migrating from nearby undisturbed patches are important in recolonization (Zajac et al., 1998; Bolam et al., 2002). Colonization may be rapid because many infaunal organisms disperse over short distances as a part of their normal behaviour. For example, Norkko et al. (2001) showed a 50 % turnover of postlarval bivalves in 0.25 m^2 plots within 18 hr. Thus, there is rapid departure and colonization.

One of the main issues involved in dispersal in soft sediments, which is frequently inferred but rarely tested in field experiments, is the route by which animals colonize (Wilson, 1994). Active movement by burrowing is well-known for some species (Brenchley, 1981), but, because they are generally small, for infauna

this understanding is generally restricted to small spatial scales. Movement via the water-column has increasingly been reported as a very important process for many macrofauna (Günther, 1992, Commito et al., 1995; Palmer et al., 1996). Savidge and Taghon (1988) found that active swimming or passive drift through the water-column are more efficient modes of colonization than benthic crawling, even for small disturbances. Bolam et al. (2002) showed reduced colonization of defaunated plots by excluding fauna of different sizes by mesh netting. Nonetheless, Levin (1984) reported that defaunated plots contiguous with undisturbed sediments were colonized through horizontal movements of animals within the mud, in addition to through the water-column.

Few studies have considered recolonization of larger areas (at the scale of metres), but recovery is generally slow (Thrush et al., 1996; Beukema et al., 1999; Zajac and Whitlatch, 2003; Bolam et al., 2004). The study of larger-scale processes is, of course, hampered by logistical difficulties and experiments have very limited replication. If the most important processes were better understood at smaller scales, it would be easier to design the relevant larger-scale experiments.

Following established methodologies and previous studies, there are two major pathways for animals to colonize a patch of sediment. These are, essentially, horizontal (by burrowing through the sediment or creeping along its surface) or vertical (by transport through the water-column or by bed-load transport above the surface). The latter is really horizontal, but arrival into a patch is from above (see Emerson (1991), Emerson and Grant (1991) and commentary in Commito et al. (1995)).

In an experiment designed to assess mechanisms of dispersal of polychaetes, Shull (1997) found that at least three of the six species studied did not use the same mechanisms of colonization. One of the two species of syllids

appeared to depend heavily on burrowing, while the other relied on bedload transport. Wilson (1994) examined the pathway of colonization used by macrofauna in False Bay and provided evidence for dispersal through the water-column.

The experiments described here were done to assess how different patterns of mobility of macrofauna can influence recolonization on a tidal flat in Port Jackson (Australia). To distinguish among processes that have been proposed to be the most important for colonization of soft sediments, plots of defaunated sediment were manipulated experimentally to prevent colonization from the water-column, movement across the surface of or through the sediment or both. Recolonization at small scales was studied because these are the scales (cm to m) at which there is very large spatial variance in abundances of fauna (Morrissey et al., 1992a). At these scales, rapid changes in response to disturbance are known, but the processes of recolonization can, in theory, be via horizontal or vertical processes (Whitlatch et al., 1998)

If recolonization is predominately via the water-column, one can hypothesize that, after clearing the fauna, experimental plots with a mesh lid (which prevent colonization from the overlying water) will recover more slowly than areas without a lid. If horizontal colonization through the sediment is the important process, defaunated experimental plots surrounded by fences (which prevent colonization through the sediment) will recover more slowly than plots without fences. If horizontal and vertical processes of colonization are each capable of ensuring recovery, only experimental plots with a lid and a fence will show decreased rates of recovery.

2. Methods

2.1. Study Area and Experimental Design

Experiments were done on a sandy-mud flat at Boronia Park in the Port

Jackson estuary, between 17 March and 19 April, 2004 (a total of 33 days).

Because rates of recovery were only being examined for post-settlement organisms, the experiment encompassed a short time-scale to prevent the influence of larval recruitment on the patterns of colonization. Larvae are too small to be kept out of experimental plots.

During low tide, 120 plots of 1 × 1 m were demarcated on the tidal flat in parallel rows of 12 plots. Adjacent experimental areas were established in the centre of each plot and were therefore about 1 m apart - sufficient to ensure that there was natural fauna around plots and that plots could be recolonized independently. For each experimental area, a corer (15 cm diameter 40 cm high) was pushed into the sediment to the depth of 15 cm. These corers were used to install fences where they were needed (see below). Sediment in the core was then defaunated (on March 17th, 2004) by the addition of 30 ml of 40% formalin. Cores were kept in the sediment for 5 min to allow diffusion and percolation of the formalin. Defaunation extended a few centimetres around the corer and the effect of the formalin remained until later dilution by the incoming tide. This method of defaunation has been shown to be very effective in killing virtually all infauna (unpublished data in prep.). It is also the case that formalin does not cause any artefacts that affect establishment of macrofauna. Experiments (to be described elsewhere) show that all fauna are killed and that assemblages developing within two to three weeks after defaunation are not distinguishable from natural ones.

The experimental design consisted of non-defaunated, control plots and nine different treatments that were defaunated; each of these was replicated 12 times (with some spares in case of losses). Treatments were assigned randomly to the 120 plots. Three treatments were lids (to exclude colonization from the water-column), control lids and untouched areas. They were designed to be in orthogonal

combinations with fences (to exclude colonization from the adjacent sediment), controls for the fences and undisturbed conditions. Cylindric fences, 15 cm diameter and 15 cm high, made from 0.25 mm nylon mesh were pressed 13 cm into the sediment to prevent organisms from moving laterally into the experimental area. Fences, lids and control treatments were installed when plots were defaunated. A fence was attached to the outside of a corer (described above) which was then pushed into the sediment. The corer was withdrawn (after treatment of the area with formalin), leaving the fence buried into the sediment. The presence of the mesh was unlikely to change chemical gradients and stratigraphy of the sediment (Bolam et al., 2002). The control for the fence was of similar size, but of 10 mm nylon coated wire mesh. It was designed to cause similar disturbances to sediment when installing fences, but did not prevent movement of surrounding macrofauna.

Lids were a section of pipe, 15 cm diameter and 3 cm high, covered by a 0.25 mm mesh. They were supported by metal pegs to stand 2 cm above the sediment. Control lids were used to simulate the shading caused by experimental lids and to disrupt water-movements, while allowing colonization. They were constructed like lids but were covered with a 10 mm plastic mesh. A round piece of 0.25 mm mesh and 8 cm diameter was attached to the middle of each control lid. This cast the same shade to the substratum as the experimental lids, but left sufficient space for animals to immigrate or emigrate.

Samples of fauna in sediment were taken from the central part of each 15 cm diameter area using a corer of 10 cm diameter inserted to 10 cm depth. The sediment was mostly sandy (7 sand:3 mud) and uniform across the study site (T.J. Tolhurst and M.G. Chapman, unpub. data). At each of the following sampling dates (April 2nd after 16 days and 19th after 33 days), 6 samples of each treatment were collected (spare replicates of the treatments were discarded). Samples were sieved

through a 0.5 mm mesh and macrofauna were counted and identified under a dissecting microscope, to the lowest possible taxonomic level (often genera) for molluscs and polychaetes. Oligochaeta were counted as one Class due to lack of more accurate taxonomic information. Amphipods, decapods, sipunculids and nemerteans were not identified further due to their rarity. Moreover, some species that were found in different developmental stages were separated into juveniles and adults.

Statistical procedures are described in detail with analyses in Results.

3. Results

3.1. The assemblage

The assemblage contained 29 taxa, the majority of which were polychaetes and bivalves. Amphipods, nemerteans, decapods and gastropods were found in smaller numbers. Five genera of bivalves were identified, but only Tellina and Soletellina were represented by adults, which were sparse. Statistical tests were therefore done only with juvenile bivalves. The most common polychaetes were Nephtys australiensis and Notomastus sp., although the spionids Polydora sp. and Prionospio sp. and oligochaetes were relatively common, especially at the end of the experiment.

After 16 days, assemblages in every experimental treatment were different from natural assemblages (Table 1a, Fig. 1a). Assemblages in the control plots, without any lids or fences, were most similar to the natural assemblages (Bray-Curtis dissimilarities in Table 1a and Fig. 1a). There were no effects of fences. Thus, there was no horizontal recolonization (otherwise, fences would have caused differences). All recolonization was therefore due to arrivals from above the plots (note the lack of any significant effect of Fences, nor interactions involving Fences in Table 2(i)a). There were, however, differences among assemblages due to the

experimental lids; assemblages in plots with lids differed from those in plots without lids (Table 2(ii)a). There was also some artefact due to the control lids – assemblages in plots with control lids were intermediate between those with and those without lids (Fig. 1a). Plots with lids and controls for lids were significantly different from the plots without lids (Table 2(ii)a)..

Recolonization was substantially complete by the second time of sampling (Table 1b; Fig. 1b). Many experimental plots had converged so that their assemblages were no longer dissimilar from natural assemblages. Only plots with lids were still not like natural areas (Table 1b). Now, however, there were influences due to the presence or absence of fences in those treatments with lids (so there was an interaction in Table 2(i)b – differences due to fences only occurred where there were lids). In pair-wise multiple comparisons, where there was no lid or a control lid, there were no significant differences between plots with no fence, a control fence or an exclusion fence (Table 2(ii)b). Where there was a lid, all three fence treatments differed. The pattern is clear in Fig. 1b and Table 2(ii)b. Plots with a fence and a lid were the most different from natural areas (Bray-Curtis dissimilarity between lots with a fence and a lid and the natural, untouched controls was still an average of 88 %). The lid prevented recolonization, but some recovery was occurring due to lateral movement (where there was no fence or a control fence), but very little recolonization where a fence prevented such movement.

3.2. Responses of abundant species

In general, the abundant bivalves (species of Soletellina, Notospisula, Tellina) were represented mainly by juveniles. At the first time of sampling, except for Tellina (Fig. 2a), there were no clear significant differences due to lids or fences. Numbers of Tellina were, however, significantly smaller (analysis of variance of log-transformed data, MS among lid treatments = 0.88, Residual = 0.18; $F = 4.91$, 2, 45

df, $P < 0.01$) where there were lids than in the absence of lids or where there were control lids (Fig. 2a). There were no differences due to fences. By the end of the experiment, there were still very few bivalves in plots with lids, but numbers without lids or with control lids matched natural densities. By the second time of sampling, numbers of Notospisula and Soletellina were also much smaller where there were lids and there were no effects of the presence of a fence. So, these bivalves clearly colonized from the water-column and were not influenced by a barrier to lateral movement.

There were few Pronospio sp. at the first time of sampling, with occasional individuals in plots of each treatment (Fig. 2b). By the end of the experiment, in contrast, there was a clear reduction of density due to a lid, but no influence of fences. In this case, however, there was also some artefact associated with the lids because numbers were also somewhat reduced in plots with control lids (analysis of variance of data in Fig. 2b; log-transformed data, MS among lid treatments = 7.51, Residual = 0.75; $F = 10.02$, 2, 45 df, , $P < 0.005$).

In contrast, numbers of Nephtys australiensis were significantly influenced by experimental treatments (the interaction of fences and lids was significant in analysis of variance at the second time of sampling; MS interaction = 0.55, Residual = 0.19; $F = 3.0$, 4, 45 df, $P < 0.05$). Density was smallest in the plots with a fence and a lid (Fig. 2c).

Densities of Notomastus sp. were, at each time of sampling, reduced on average where there was a fence (+ F < CF or – F in analyses), but this was a bigger reduction after 33 days than after 16 days (Fig. 2d; after Time 2, analysis of variance of log-transformed data, MS among fence treatments = 1.94, Residual = 0.40; $F = 4.90$, 2, 45 df, $P < 0.02$). Early colonization was therefore by lateral movements that were disrupted by a fence. At the second time of sampling, there

was also a significant influence of the lids on colonization from the water-column (+ Lid < Control Lid or - Lid in analysis of variance of log-transformed data, MS among lid treatments = 3.05, Residual = 0.40; $\bar{E} = 7.71$, 2, 45 df, $\underline{P} < 0.05$; means shown in Fig. 2d). The two effects of reduced density due to a Fence or due to a Lid were independent; there was no interaction in analyses. So, adding a lid reduced densities by about the same proportion in analyses of log-transformed data) in each of the fence treatments.

Numbers of oligochaetes showed a much more complex pattern. Early on, there was virtually none where there was a lid (or a control lid, indicating some artefact of lids); the only ones found were in plots without lids (Fig. 2e). In these plots, however, there were no oligochaetes where there was a fence (there was a significant interaction in analysis of variance of the means in Fig. 2e; log transformed data, MS interaction = 0.57, Residual = 0.18, $\bar{E} = 4.14$, $\underline{P} < 0.007$). So, colonization only happened where there was neither a lid nor a fence, implying that worms were arriving laterally and vertically. At the end of the experiment, the effects of fences still depended on the presence or absence of lids. So, there were fewer oligochaetes in the presence of lids than where there were control lids or no lids (so any artefact of lids had disappeared). There was still a reduction in density of worms in fenced plots where there was a lid. There was a significant interaction in the analysis of variance (log transformed data, MS interaction = 1.65, Residual = 0.28, $\bar{E} = 5.87$, $\underline{P} < 0.001$); multiple comparisons showed a significant reduction in means where there was a lid in each fence treatment (+ Fence, Control Fence, - Fence). In the - Lid treatment there were significantly fewer worms in the + Fence than in the Control Fence or - Fence treatments. These differences are clear in the data from the second time of sampling in Fig. 2e.

4. Discussion

Our comprehension of the functioning of benthic, soft-sediment systems has improved greatly in the last few decades with the emergence of new insights about benthic-pelagic coupling, boundary-layer dynamics and the multi-scale nature of processes involved in the structuring of assemblages (Hall et al., 1994; Thrush and Warwick, 1997; Raffaelli et al., 2003).

Traditionally, the dispersal of macrobenthic organisms over large spatial scales was thought to occur during the larval phase of development, at large spatial scales (Butman, 1987). Dispersal of post-larvae, juvenile and adult stages has been shown to be over smaller scales in many intertidal and shallow subtidal regions (Turner et al., 1997; Zajac et al., 1998; Norkko et al., 2001; Bolam et al., 2002). Potentially rapid dispersal, often involving the water-column, can increase the probability of fast recovery after disturbance (Shull, 1997).

The experiments described here were to test the recovery of a tidal flat assemblage after defaunation, in plots where vertical or lateral movement (or both) were prevented. Addition of formalin was chosen to defaunate the sediments because it was expected to kill all fauna without changing the physical structure of sediments. The sedimentary matrix should be as close as possible to the ambient conditions to reduce the potential of biased comparisons (Thrush et al., 1996). Immediate mortality of fauna was readily observed in the upper layers of sediment, but it is not possible to determine the maximal depth to which the formalin percolated because that would have disrupted the sediments in experimental areas. Deep burrowing fauna might not have been reached because the formalin was active for less than four hours before dilution by the rising tide (unpub. experimental data). The impact on the sediment is perhaps better defined as the major removal of fauna rather than complete defaunation. It should, however, be noted that there was no evidence of fauna that might have moved up into sampled areas from below.

If there were such organisms, they did not contribute much to recolonization, because plots with fences and lids were still very dissimilar from natural areas at the end of the experiment. In these, apart from the arrival of very small individuals, the only colonists could have been from sediments below the fences.

Recovery of plots without a lid and a fence (-L-F; the treatment that was disturbed and kept completely open to the environment) and many other treatments without lids, occurred within 33 days from the start of the experiment. These findings corroborate previous studies of small-scale disturbance where most species reached background abundances within a few weeks (McCall, 1977; Levin, 1984; Shull, 1997; Bolam et al., 2002).

The great amount of recolonization from the water-column may be due to particular characteristics of the species in this assemblage. Except for Nephtys, Notomastus, Tellina, Soletellina and an unidentified Brachyura, all other components were on average smaller than 5 mm. Most of these small animals dwell in the top centimetres of sediment and potentially can be mobilized by the action of currents and waves (Commuto et al., 1995). There may be a difference in the susceptibility of different taxa to resuspension (Commuto and Tita, 2002). It is therefore possible that fast-burrowing polychaetes would be less likely to be moved about than equally small slow-moving bivalves. Such differences would, of course, depend on the intensity of a disturbance to the sediments. The depth to which each animal can reach in the sediment can be very important during events of intense disturbance, because some species can move many centimetres into the sediment in a short period (Miller et al., 2002). The depth to which animals can burrow is often related to their sizes, so small animals may be more affected by water-movement.

There has been no detailed study of water-movement in the area studied.

The foot prints left while setting up the experiment were completely absent after a few days and the movements of boats in the nearby channel generated waves with enough energy to destabilize the sediment. These observations suggest reasonably frequent turnover and redeposition of sediments.

By the end of the experiment, fences began to have an effect in combination with lids, so lateral movement through sediments began to be important where recolonization from the water-column was prevented. At the end of the experiment, numbers of Nephtys were still small in treatments with fences. Nephtys tend to burrow as the main dispersal pathway (Wilson, 2000). Another polychaete, Notomastus sp., responded to experimental fences and lids independently, so was also recolonizing by lateral movement. Both polychaetes reach a considerable size (> 50 mm) when adults and are also able to burrow into deeper layers of sediment (pers. obs.). It is not clear what differences in life-history, size or behaviour were most likely to explain why some species are more prone to recolonization by lateral migration.

Small animals are more likely to be transported through the water-column. In these experiments, juvenile bivalves (Notospisula, Tellina) were clearly prevented from recolonizing by the experimental lids. Small Prionospio colonized experimental plots between the two times of sampling in plots without lids. They had > 30 chaetigers and were unlikely to have arrived as newly-settling larvae. Probably they were transported from the surrounding area.

It must be noted that the experimental treatments used were not as successful as originally hoped. The control fences and control lids indicated some artefacts of experimental manipulations. Further experiments should use modified designs because it is probable that the control lids introduced new processes of exclusion. Despite potential artefacts influencing colonization by some components

of assemblages, wherever there were no lids, recovery was complete by the second time of sampling, so artefacts due to fences are irrelevant as causes of differences. The experimental fences were appropriately designed to test hypotheses about lateral movement on or in the sediments. The controls for lids and, perhaps, the design of the lids themselves need improvement to ensure that the only process disrupted was colonization from the water-column. One possible artefact due to experimental manipulations may be alteration of the sediments. For example, if experimental fences sufficiently impede water-flow, it is possible that fine components of sediments could have accumulated inside the fences, influencing the fauna (see Dayton and Oliver, 1980). This is of course of no concern for the fences because assemblages converged on natural ones and could not have been affected by any artefact involving the sediments. Logistical constraints prevented measures of particle-sizes in the experiments. Nevertheless, Bolam et al. (2002) showed no changes to sediments in a number of exclusion cages with mesh sizes that ranged from finer to coarser than the mesh size used here. In addition, in other experiments in intertidal sediments in Sydney Harbour, lids of similar mesh did not alter the frequency distributions of grain-sizes (K. Small, unpublished Honours thesis). It is not likely that alterations of sediments, rather than manipulation of colonization could be responsible for the results obtained.

Despite any artefacts, recolonization of experimental plots was very dependent on immigration from the overlying water-column. Such colonization was sufficient to restore the structure of assemblages within about a month, even where fences prevented any lateral immigration. Where recovery by organisms arriving from the water-column was prevented by lids, lateral movement was important. Otherwise, lateral movement did not matter and assemblages became similar to those in undisturbed plots whether or not they were surrounded by fences. Where

lids prevented immigration from the water-column, immigration by lateral movement did not “catch up” by the end of the experiments. So, some components of assemblages must only be able to colonize from above, even though others will eventually be able to arrive from the sides.

This small-scale experimental study clearly demonstrated the major pathway of recolonization. It remains to be seen whether such immigration from the water-column is still as important when the sediment contains an assemblage, i.e. not in defaunated sediments. This seems likely given the results after the first time of sampling, but has not been examined experimentally. Finally, the experiment provides some insight into processes of recolonization over larger spatial scales because movement through the water-column is likely to be more rapid and over greater distances than is burrowing or crawling across and through the sediments. So, it is probable that colonization of large areas is also via the water-column, rather than laterally from surrounding sediments.

5. Acknowledgements

This research was made possible by a scholarship Negrello Filho from CNPq (Brasil) and by grants from the Australian Research Council through the Centre for Research on Ecological Impacts of Coastal Cities. We thank EICC staff, Sean Brilliant, Gabriela Palomo, Adriana Corona, Juan Cruz-Motta and Pedro Range for help in the field and for discussion of the experiments.

6. References

- Armonies, W., 1994. Drifting meio- and macrobenthic invertebrates on tidal flats in Köningshafen: a review. *Helgol. Meeresunters.* 48, 299–320.
- Beukema, J.J., Flach, E.C., Dekker, R., Starink, M., 1999. A long-term study of the recovery of the macrozoobenthos on large defaunated plots on a tidal flat in the

- Wadden Sea. J. Sea Res. 42: 235-254.
- Boesch, D.F., Rosenberg, R., 1981. Response to stress in marine communities. In: Barrett, G.W., Rosenberg, R. (Ed.), Stress effects on natural ecosystems. John Wiley and Sons, New York, pp. 179-200.
- Bolam, S.G., Fernandes, T.F., Huxham, M., 2002. Diversity, biomass, and ecosystem processes in the marine benthos. Ecol. Monogr. 72, 599-615.
- Bolam, S.G., Whomersley, P., Schratzberger, M., 2004. Macrofauna recolonization on intertidal mudflats: effect of sediment organic and sand content. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 306, 157-180.
- Brenchley, G.A., 1981. Disturbance and community structure: an experimental study of bioturbation in marine soft-bottom environments. J. Mar. Res. 39, 767-790.
- Butman, C.A., 1987. Larval settlement of soft-sediment invertebrates: The spatial scales of pattern explained by active habitat selection and the emerging role of hydrodynamical processes. Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. 25, 113-165.
- Comitato, J.A., Thrush, S.F., Pridmore, R.D., Hewitt, J.E., Cummings, V.J., 1995. Dispersal dynamics in a wind-driven benthic system. Limnol. Oceanogr. 40, 1513-1518.
- Comitato, J.A., Tita, G., 2002. Differential dispersal rates in an intertidal meiofauna assemblage. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 268, 237-256.
- Dayton, P.K., Oliver, J.S., 1980. An evaluation of experimental analyses of population and community patterns in benthic marine environments. In: Tenore, K.R., Coull, B.C. (Eds.), Marine Benthic Dynamics. University of South Carolina Press, Columbia, pp. 93-120.
- Emerson, C.W., 1991. A method for the measurement of bedload transport and passive faunal transport on intertidal sandflats. Estuaries 14, 361-371.
- Emerson, C.W., Grant, J., 1991. The control of soft-shell clam (Mya arenaria)

- recruitment on intertidal sandflats by bedload sediment transport. *Limnol. Oceanogr.* 36, 1288-1300.
- Frid, C.L.J., 1989. The role of recolonization processes in benthic communities, with special reference to the interpretation of predator-induced effects. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 126, 163-171.
- Günther, C.-P., 1992. Dispersal of intertidal invertebrates: a strategy to react to disturbances of different scales? *Neth. J. Sea Res.* 30, 45-56.
- Hall, S.J., Raffaelli, D., Thrush, S.F., 1994. Patchiness and disturbance in shallow water benthic assemblages. In: Giller, P.S., Hildrew A.G., Raffaelli, D.G. (Eds.), *Aquatic Ecology: Scale, Pattern and Process*. Blackwell Science, Oxford, pp. 333-375.
- Hewitt, J.E., Pridmore, R.D., Thrush, S.F., Cummings, V.J., 1997. Assessing the short-term stability of spatial patterns of macrobenthos in a dynamic estuarine system. *Limnol. Oceanogr.* 42, 282-288.
- Hunt, H.L., 2005. Effects of sediment source and flow regime on clam and sediment transport. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 296, 143-153.
- Hunt, H.L., L.S. Mullineaux, 2002. The roles of predation and postlarval transport in recruitment of the soft shell clam (*Mya arenaria*) *Limnol. Oceanogr.* 47, 151-164.
- Levin, L.A., 1984. Life history and dispersal patterns in a dense infaunal polychaete assemblage: Community structure and response to disturbance. *Ecology* 65, 1185-1200.
- McCall, P.L., 1977. Community patterns and adaptive strategies of the infaunal benthos of Long Island Sound. *J. Mar. Res.* 35, 221-266.
- Miller, D.C., Muir, L.M., Hauser, O.A., 2002. Detrimental effects of sedimentation on marine benthos: what can be learned from natural processes and rates? *Ecol. Engin.* 19, 211-232.

- Morrissey, D.J., Howitt, L., Underwood, A.J., Stark, J.S. 1992a. Spatial variation in soft-sediment benthos. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 81, 197-204.
- Morrissey, D.J., Underwood, A.J., Howitt, L., Stark, J.S. 1992b. Temporal variation in soft-sediment benthos. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 164, 233-245.
- Murray, J.M.H., Meadows, A., Meadows, P.S., 2002. Biogeomorphological implications of microscale interactions between sediment geotechnics and marine benthos: a review. *Geomorphology* 47, 15-30.
- Norkko, A., Cummings, V.J., Thrush, S.F., Hewitt, J.E., Hume, T., 2001. Local dispersal of bivalves: implications for sandflat ecology. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 212, 131-144.
- Palmer, M.A., Allan, D., Butman, C.A., 1996. Dispersal as a regional process affecting the local dynamics of marine and stream benthic invertebrates. *TREE* 11, 322-326.
- Probert, P.K., 1984. Disturbance, sediment stability, and trophic structure of soft bottom communities. *J. Mar. Res.* 42, 893-921.
- Raffaelli, D.G., Bell, E., Weithoff, G., Matsumoto, A., Cruz-Motta, J.J., Kershaw, P., Parker, R., Parry, D., Jones, M., 2003. The ups and downs of benthic ecology: considerations of scale, heterogeneity and surveillance for benthic-pelagic coupling. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 285-6, 191-204.
- Savidge, W.B., Taghon, G.L., 1988. Passive and active components of colonization following two types of disturbance on an intertidal sandflat. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 115, 137-155.
- Shull, D.H., 1997. Mechanisms of infaunal polychaete dispersal and colonization in an intertidal sandflat. *J. Mar. Res.* 55, 153-179.
- Smith, C.R., Brumsickle, S.J., 1989. The effects of patch size and substrate isolation on colonization modes and rates in an intertidal sediment. *Limnol. Oceanogr.* 34,

1263-1277.

Snelgrove, P.V.R., Butman, C.A., 1994. Animal-sediment relationships revisited: cause versus effect. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 32, 111-177.

Stocks, K.I., 2002. Flume experiment on post-settlement movement in polychaetes. *J. Mar. Res.* 60, 743-762.

Tamaki, A., 1987. Comparison of resistivity to transport by wave action in several polychaete species on an intertidal sand flat. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 37, 181-189.

Thrush, S.F., Warwick, R.M., 1997. The ecology of soft-bottom habitats: matching spatial patterns with dynamic processes. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 216, 1-254.

Thrush, S.F., Whitlatch, R.B., Pridmore, R.D., Hewitt, J.E., Cummings, V.J., Wilkinson, M.R., 1996. Scale-dependent recolonization: the role of sediment stability in a dynamic sandflat habitat. *Ecology* 77, 2472-2487.

Turner, S.J., Grant, J., Pridmore, R.D., Hewitt, J.E., Wilkinson, M.R., Hume, T.M., Morrissey, D. J., 1997. Bedload and water-column transport and colonization processes by post-settlement benthic macrofauna - does infaunal density matter? *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 216, 51-75.

Turner, S.J., Thrush, S.F., Pridmore, R.D., Hewitt, J.E., Cummings, V.J., Maskery, M., 1995. Are soft-sediment communities stable? An example from a windy harbour. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 120, 219-230.

Whitlatch, R.B., Lohrer, A.M., Thrush, S.F., Pridmore, R.D., Hewitt, J.E., Cummings, V.J., Zajac, R.N., 1998. Scale-dependent benthic recolonization dynamics: life stage-based dispersal and demographic consequences. *Hydrobiologia* 375/376, 217-226.

Wilson, R.S, 2000. Nephtyidae. In: Beesley, P.L., Ross, G.J.B., Glasby, C.J. (Eds.), *Polychaetes and allies: the southern synthesis*. CSIRO Publishing, Melbourne, pp. 136-137.

- Wilson, W.H., 1994. Dispersal of soft-bottom benthos: migration through the water-column or through the sediment? In: Wilson , W.H., Stricker, S.A., Shinn, G.L. (Eds.), *Reproduction and Development of Marine Invertebrates*. Johns Hopkins University Press, Baltimore, pp. 302-312.
- Zajac, R.N., Whitlatch, R.B., 2003. Community and population-level response to disturbance in a sandflat community. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 294, 101–125.
- Zajac, R.N., Whitlatch, R.B., Thrush, S.F., 1998. Recolonization and succession in soft-sediment infaunal communities: the spatial scale of controlling factors. *Hydrobiologia* 375/376, 227–240.

Table 1

Comparisons of assemblages in experimental treatments with the natural, untouched controls. Data are mean Bray-Curtis dissimilarities among replicates (within treatments) and between the treatment and the natural control. * indicates $P < 0.05$, npManova ($n = 6$ and 9999 permutations used)

a) 16 days b) 33 days

	Within	vs Untouched	Within	vs Untouched
Untouched control	57	-	48	-
-Lid				
- Fence	51	54 *	53	49
+ Control Fence	55	59 *	47	45
+ Fence	74	75 *	58	64
+ Control Lid				
- Fence	57	70 *	54	61
+ Control Fence	47	60 *	45	57
+ Fence	43	60 *	45	57
+ Lid				
- Fence	75	78 *	36	76
+ Control Fence	66	75 *	58	71
+ Fence	76	81 *	68	88 *

Table 2

Comparisons of assemblages in experimental treatments; -L, without a lid; CL, control lid; +L, exclusion lids; -F, no fence; CF, control fence; +F, exclusion fence.

(i) 2 - factor np-Manova ($n = 6$ and 9999 permutations used)

(a) Time 1 (16 days) (b) Time 2 (33 days)

	Df	\underline{P}	\underline{P}
Lids = L	2	< 0.001	< 0.001
Fences = F	2	ns	< 0.01
L x F	4	ns	< 0.01
Residual	45		

(ii) Pair-wise comparisons. Data are mean Bray-Curtis dissimilarities: diagonals are within treatments (i.e. among replicates; ns indicates $\underline{P} > 0.05$; * indicates $\underline{P} < 0.05$ from npManova)

a) 16 days (mean across Fence treatments, $n = 12$)

Lid Treatments	-L	CL	+L
-L	57	-	-
CL	70 ns	75	-
+L	69 *	78 *	55 ns




b) 33 days (analysis of the significant interaction in (i)b above; $n = 6$)

	-F			CF			+F		
Lid treatments	-L	CL	+L	-L	CL	+L	-L	CL	+L
-L	57	-	-	45	-	-	58	-	-
CL	58 *	55	-	63 ns	53	-	53 ns	48	-
+L	75 *	66 *	39	72 *	62 *	64	75 *	78 *	74

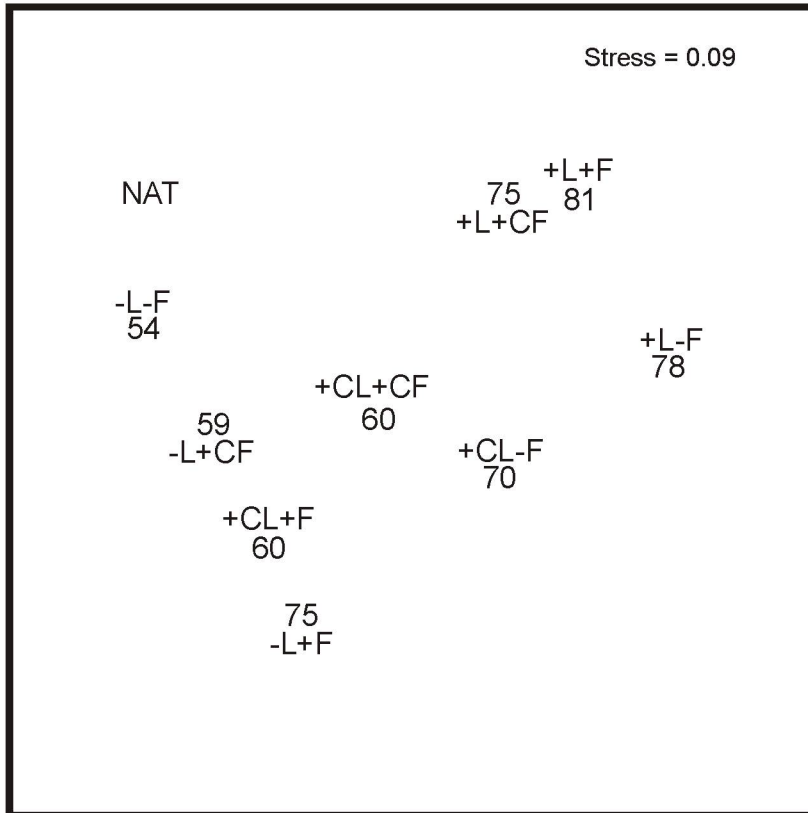
	-L			CL			+L		
Fence Treatments	-F	CF	+F	-F	CF	+F	-F	CF	+F
-F	57	-	-	55	-	-	39	-	-
CF	50 ns	45	-	53 ns	53	-	62 *	64	-
+F	61 ns	64 *	58	51 ns	54 ns	48	81 *	75 *	74

Legends to Figures

Figure 1 Non-metric multi-dimensional scaling (nMDS) to display differences in centroids of assemblages for treatments at each time of sampling; (a) 16 days, (b) 33 days. Treatments are: -L without a lid; +CL, control lid; +L, with a lid; -F without a fence; +CF, control fence; +F, with a fence. Nat is the natural, undisturbed assemblage. Mean Bray-Curtis dissimilarities from the natural assemblage are shown for each treatment.

Figure 2 Mean (+ S.E.; $n = 6$) density per core of selected macrofaunal species experimental treatments (-L, no lid; +CL, control lid; +L, with exclusion lid;  - Fence;  Control Fence;  +Fence) and natural, undisturbed plots (Nat) at the two times of sampling.

a 16 days



b 33 days

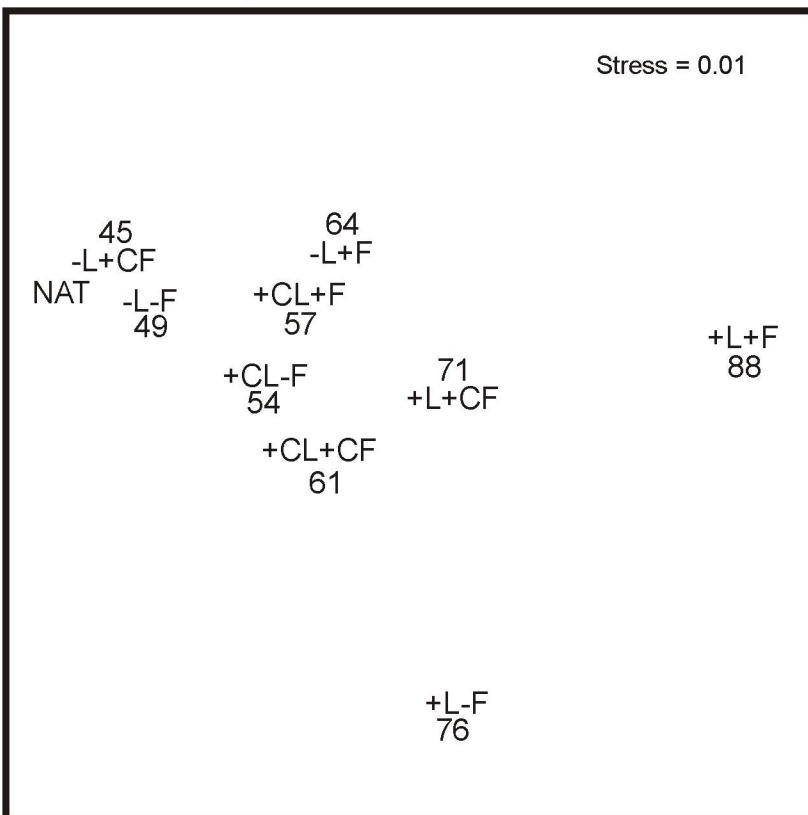


Figure 1

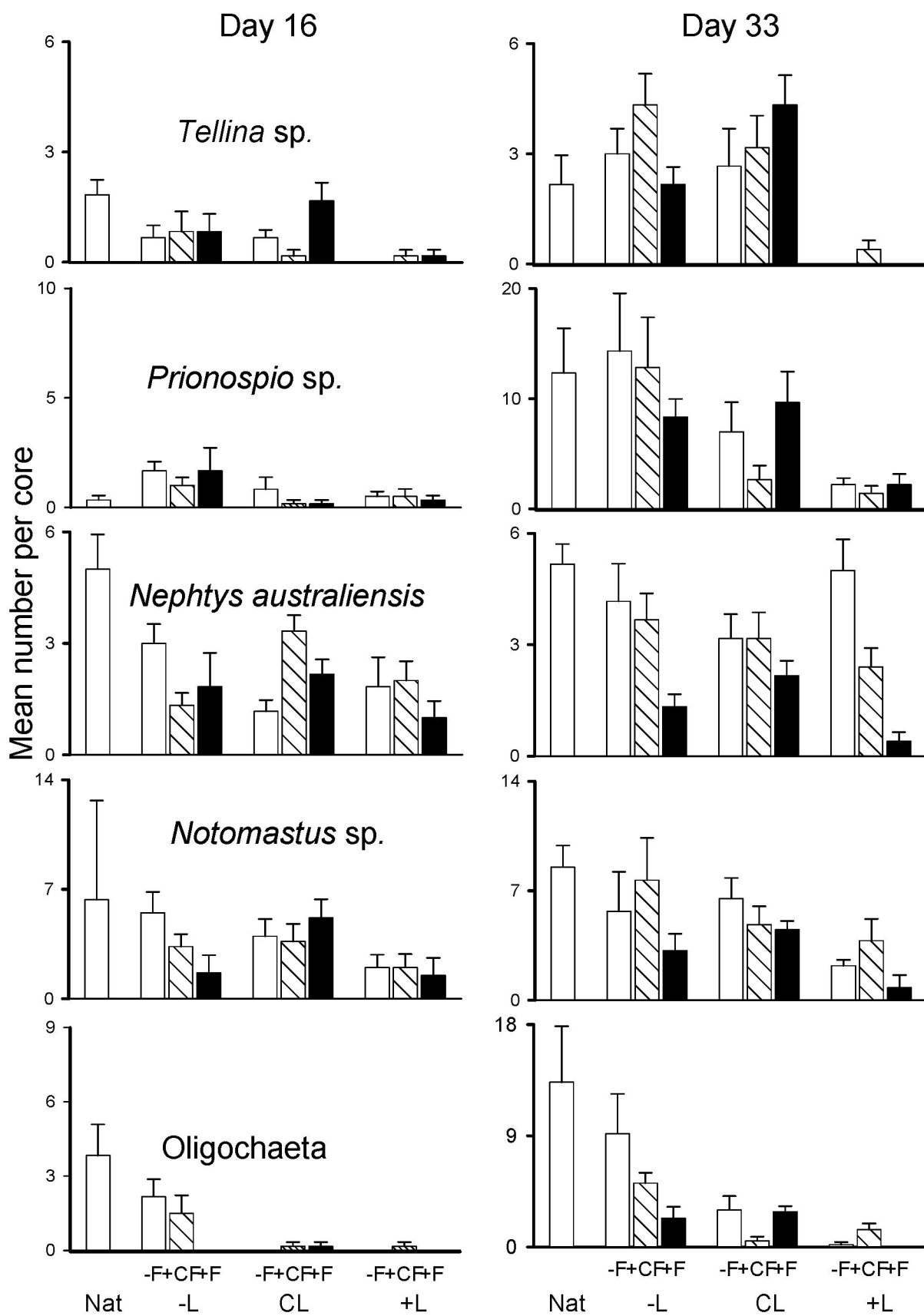


Figure 2